

BULLETIN  
DE LA  
SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE  
DE BELGIQUE

TOME LXXVII. — DEUXIÈME SÉRIE  
TOME XXVII FASC. 1 ET 2.

1945



IMPRIMERIE  
J. DUCULOT  
GEMBLOUX

*Composition du Conseil d'Administration  
de la Société Royale de Botanique de Belgique  
pour l'année 1944.*

---

*Président*: M. M. HOMÈS (1943-1944);

*Vice-présidents*: MM. H. KUFFERATH, A. MONOYER et W. ROBYNS (1943-1944);

*Secrétaire*: M. É. MARCHAL (1943-1948);

*Trésorier-bibliothécaire*: M. E. VAN AERDSCHOT (1943-1948);

*Membres*: MM. É. DE WILDEMAN, F. VAN HOETER et L. VAN MEEL (1942-1944);

MM. E. CASTAGNE, F. DEMARET et P. DUVIGNEAUD (1943-1945);

Melle S. BALLE, MM. F. DARIMONT et V. LATHOUWERS (1944-1946).

---

BULLETIN DE LA  
SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE  
DE BELGIQUE



BULLETIN  
DE LA  
**Société Royale de Botanique  
de Belgique**

ASSOCIATION SANS BUT LUCRATIF

fondée le 1<sup>er</sup> Juin 1862.

*Publié avec l'aide de la Fondation Universitaire de Belgique.*

TOME LXXVII  
DEUXIÈME SÉRIE — TOME XXVII

**BRUXELLES**

AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ: JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT

1945



## ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DU 7 FÉVRIER 1944

Présidence de M. M. HOMÈS, président.

---

La séance est ouverte à 14 h. 45.

Sont présents : M. Ansiaux, Melle Balle, M. R. Bastin, le rév. Abbé Callens, MM. Castagne, De Langhe, Delvosalle, Demaret, Duvigneaud, M<sup>me</sup> Frison, MM. Hauman, Heinemann, Hirsch, Hostie, le rév. Abbé Jungers, MM. Kufferath, Lathouwers, Lawalrée, Lebrun, Léonard, J. Louis, M. et M<sup>me</sup> Marlier, M. Molle, le délégué des Naturalistes belges, MM. Persy, Pirsoul, Robyns, Smets, Symoens, M<sup>me</sup> Uyttebroek, MM. Vanden Berghen, Van Hoeter, Van Meel, Van Rompaey, Melle Van Schoor, MM. Wiame, Wauters et le secrétaire.

Se sont excusés : MM. Bouillenne, Manil, Van Aerdschot, Vanderwalle, van Oye et Verleyen.

Le président fait part à l'assemblée du décès de M. Th. Van Freyenoven, membre de la société.

L'assemblée entend les communications suivantes :

M. F. Darimont. — Un site botanique menacé : la Heid des Gattes près d'Aywaille (voir ce Bulletin, p. 7).

A la suite de cet exposé, l'assemblée décide d'appuyer chaleureusement la requête introduite par la Commission des Naturalistes liégeois auprès de la Commission royale des Monuments et des Sites, en vue du classement de « La Heid des Gattes ».

M. E. Van Rompaey. — Où en sont les cartes floristiques fin 1943 ?

M. W. Robyns. — Sur une corrélation florale de la vraie sympétalie et son importance systématique (voir ce bulletin, p. 14).

L'assemblée approuve les comptes de l'année 1943 et le projet de budget pour 1944 présentés par le Conseil d'Administration.

Élections statutaires.

Melle S. Balle, MM. F. Darimont et V. Lathouwers sont élus membres du Conseil d'Administration pour la période 1944-1946.

Sont proclamés membres de la Société :

M. Delnooz E., place de l'Hôtel de ville, Herve, présenté par MM. W. Robyns et É. Marchal.

M. Delvosalle L., docteur en médecine, 135, Avenue de Kersbeek, Forest, Bruxelles, présenté par MM. H. Matagne et E. Van Rompaey.

M. Hirsch, G., docteur en sciences mathématiques, 125, Boulevard du Jubilé, Bruxelles, présenté par MM. P. Duvigneaud et C. Vanden Berghen.

M. Lecrenier A., professeur à l'Institut Agronomique de l'État, 49, Avenue des Combattants, Gembloux, présenté par MM. V. Lathouwers et É. Marchal.

M. Molle André, L. J., étudiant, rue de la Réforme, 67, Bruxelles, présenté par MM. J. Ansiaux et M. Homès.

M. E. Pierrot, 26, rue Pierre Houillon, Athus, présenté par MM. M. Beeli et P. Du-vigneaud.

M. Pirsoul Fernand, rue du Condroz, Ciney, présenté par MM. M. Homès et É. Marchal.

M. Soenen Albert, licencié en sciences, ingénieur chimiste agricole, 20, rue de la Station, Saint-Trond, présenté par MM. V. Estienne et É. Marchal.

M. Supply Jos., pharmacien, 4, Sweveghemstraat, Courtrai, présenté par MM. M. Hostie et É. Marchal.

Le rév. Abbé C. Vermeiren, curé à Sart-Saint-Laurent (Floreffe), présenté par le rév. Frère Eusèbe Marcel et M. W. Robyns.

La séance est levée à 17 h. 15.

# UN SITE BIOLOGIQUE A PROTÉGER : LA "HEID DES GATTES", PRÈS D'AYWAILLE

par **Freddy DARIMONT,**

*Assistant de botanique systématique à l'Université de Liège.*

Située au cœur même de cette admirable vallée de l'Amblève, dont les richesses naturelles ne se comptent pas, la « Heid des Gattes » constitue un site d'un attrait botanique exceptionnel.

Au sens large, la « Heid des Gattes » comprend les coteaux rocheux ou boisés qui constituent le versant droit de la vallée de l'Amblève de Sougré-Remouchamps à Aywaille. Elle est limitée à l'est par la dépression schisteuse de Sougré, au nord par le Fond de Boland, à l'ouest par le vallon du Nierbonchera, enfin au sud par l'Amblève. Au sein de cet ensemble, la toponymie distingue : à l'ouest la « Heid devant le Pont », coteau boisé situé en face d'Aywaille et que la municipalité considère depuis peu comme parc public (c'est dans ce thier qu'a été ouverte la carrière de Goiveux), à l'est, le « Thier des Lets », coteau rocheux et boisé en partie défiguré par de petites carrières abandonnées, au centre, les immenses carrières de « La Falize » qui ont détruit la majeure partie des falaises rocheuses dont il ne reste que la « Heid devant Dieupart » ou « Heid des Gattes » proprement dite. Un petit village, le hameau de « Sur la Heid » est situé au sommet de la colline. C'est la portion centrale, heureusement intacte, qui mérite de retenir l'attention toute particulière des botanistes : la « Heid devant Dieupart » ou « Heid des Gattes » proprement dite. La dénomination pittoresque de « Heid des Gattes » s'applique à un coteau très escarpé (en wallon « heid ») (1) que fréquentent les chèvres (en wallon « gattes »).

La « Heid des Gattes » est entrée dans l'histoire botanique de notre pays dès

(1) Le wallon « heid » n'a rien de commun avec le « heide » germanique qui signifie bruyère. L'orthographe « heid » est d'ailleurs erronée et due à nos cartographes. Dans les anciens textes on trouve la graphie « hee ».

1811, avec la Flore des Environs de Spa, de LEJEUNE (1). Le célèbre botaniste avait su découvrir la plupart des joyaux de la falaise : *Viscaria vulgaris* ROEHL, *Sempervivum Schnitspahnii* LAGGER, *Aster linosyris* (L.) BERNH., *Artemisia campestris* L., *Campanula patula* L., *Pirus torminalis* (L.) EHRH. Dès lors, toute une pléiade de botanistes herborisèrent dans cet endroit : R. COURTOIS, P. MICHEL, F. CREPIN, l'abbé STRAIL et tant d'autres.

En 1870, la Société botanique de Belgique (2) ne manqua pas de s'y rendre à l'occasion de son herborisation dans la région et d'aller admirer *Artemisia campestris* L., *Sempervivum Schnitspahnii* LAGGER et *Viscaria vulgaris* ROEHL. La Société revint à la « Heid des Gattes » en 1898 (3) et cette fois, en plus des plantes précédentes, on revit *Campanula patula* L.

En 1873, à l'occasion de la session extraordinaire en Belgique de la Société botanique de France, ED. MORREN parla du célèbre site à ses confrères en leur faisant communication d'une note sur la Joubarbe d'Aywaille pour laquelle il créait la variété *aqualiense* (4).

Depuis lors, la « Heid des Gattes » constitua le but de maintes herborisations, mais son étude approfondie n'a été entreprise que tout récemment. C'est à l'occasion d'une herborisation du Cercle de Botanique liégeois, en 1939, que A. MARÉCHAL rappela par une publication (5) le site célèbre à l'attention de ses confrères.

\* \* \*

Exposée au sud et au sud-est, la « Heid des Gattes » est formée par un affleurement très escarpé de roches dévonniennes : psammites stratoïdes d'Esneux, grès de Montfort, grès et psammites d'Evieux. La base de la falaise se trouve à une altitude de 125 mètres, le sommet s'élève à 300 mètres.

Au point de vue hydrologique, la « Heid des Gattes », falaise siliceuse, s'oppose nettement aux rochers calcaires. Alors que dans ces dernières roches, de larges diaclases absorbent rapidement l'eau de pluie et lui permettent de descendre dans la profondeur du massif, dans les psammites les diaclases se colmatent plus ou moins de telle sorte qu'une partie de l'eau de ruissellement est retenue près de la surface de la masse rocheuse. Ceci explique la présence d'une importante nappe

(1) A. L. S. LEJEUNE, *Flore des environs de Spa*, Liège, 1811-1813 et *Revue de la Flore des environs de Spa*, Liège, 1824.

(2) E. MARCHAL et L. BODSON, Compte-rendu de la neuvième herborisation générale de la Société Royale de Botanique de Belgique (1870), *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, t. 9, 1870.

(3) A. BRIS et Ch. SLADDEN, Compte-rendu de l'herborisation générale de la Société Royale de Botanique de Belgique en 1898, *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, t. 37, 1898.

(4) E. MORREN, Note sur la Joubarbe d'Aywaille, *Sempervivum Funckii* var. *Aqualiense*, *Bull. Soc. Bot. France*, session en Belgique, p. LXIII, t. 20, 1873 et *Belgique Horticole*, t. 23, 1873.

(5) A. MARÉCHAL, Les terrains carbonifères et dévonien du cours inférieur de l'Amblève, in « Notes floristiques sur les régions de Haute et Moyenne Belgique », 1939, *Lejeunia*, t. 4, fasc. 1, 1940.

phréatique de niveau très élevé. Sur la falaise elle-même une circulation d'eau dans les diaclases superficielles entretient une fraîcheur quasi permanente.



Photo F. Darimont.

FIG. 1. — Vue d'ensemble de la « Heid des Gattes ».

Une étude détaillée du pH doit être entreprise. Quelques mesures suffisent à montrer que le pH varie en fonction des roches du substratum et en fonction des suintements d'eau. Sur les psammites d'Esneux le sol a en général, un pH de 6,2-6,4 ; il est plus acide plus haut, sur les grès de Montfort. D'autre part, on observe à proximité de certains suintements d'eau des pH allant jusqu'à 7,7 ; ceci s'explique par l'existence locale de fossiles ou de nodules calcaires dans certains bancs rocheux. Ce dernier fait est cependant très localisé et on peut dire que dans l'ensemble, le sol de la « Heid des Gattes » n'est pas basique et qu'il ne contient que de très faibles traces de  $\text{CaCO}_3$ .

En bref, les caractéristiques physiques de la « Heid des Gattes » sont les suivantes : haute falaise rocheuse, siliceuse, fraîche, exposée au sud.

\* \* \*

Il existe à la « Heid des Gattes » une diversité de biotopes étonnante pour un site aussi restreint : rochers à pic, pentes d'éboulis, ravines fraîches, source et ruisseau torrentueux, pelouses arides, prairies marécageuses, broussailles épineuses etc. L'ensemble de ces conditions explique la grande richesse biologique de la « Heid », richesse qu'un seul exemple suffirait à démontrer : plus de la moitié des espèces ligneuses indigènes en Belgique y sont rassemblées sur une superficie infime de moins de 5 hectares. Sur ces quelques hectares, on rencontre à la fois des saules et des cotoneasters, des tilleuls et des bruyères, des myrtilliers et des frênes, ainsi qu'une foule d'autres espèces dont les exigences s'opposent tout autant.

La « Heid des Gattes » présente donc un grand intérêt écologique puisqu'elle rend possible l'étude de toute une série d'espèces dans les biotopes à la fois très proches et très divers d'un même site.

L'intérêt biogéographique de cette colline n'est pas moindre. Plusieurs des espèces qu'on y rencontre ne se trouvent en général, dans notre pays, que sur terrains calcaires : *Pirus torminalis* (L.) EHRH., *Berberis vulgaris* L., *Rosa micrantha* SM., *Cotoneaster integerrima* MEDIK., *Aster linosyris* (L.) BERNH., etc. Leur présence sur ces psammites (1) permet de considérer qu'elles sont simplement thermophiles et qu'elles sont capables de se développer sur silice aussi bien que sur calcaire chaque fois qu'elles y rencontrent des conditions microclimatiques convenables. En général dans nos régions, elles ne trouvent la quantité de chaleur requise que sur les terrains calcaires. Sont-ce les conditions exceptionnelles de la « Heid des Gattes » qui leur permettent d'y croître ? Nous touchons ici à une des questions les plus intéressantes et d'ordre tout à fait général que soulève l'étude de la « Heid des Gattes » : Quels sont les rôles respectifs de l'édaphisme et de la température dans la distribution des organismes ?

La « Heid des Gattes » est la seule station belge de *Artemisia campestris* L. qui y croît dans les fissures des falaises verticales en aussi grande abondance qu'au siècle passé. C'est aussi la seule station belge de *Sempervivum Schnitspahnii* LAGGER, *Viscaria vulgaris* ROEHL., *Campanula patula* L., *Pirus torminalis* (L.) EHRH., *Cotoneaster integerrima* MEDIK., qui constituent des éléments rares de notre flore sont assez communs sur ces rochers. La présence de *Aster linosyris* (L.) BERNH. est remarquable : cette plante se cantonne, dans la province de Liège, sur cette seule falaise siliceuse ; elle ne croît sur aucun des nombreux rochers calcaires de

---

(1) La dispersion sur la Heid des plantes énumérées ci-dessus ne peut être mise en rapport avec l'existence locale de bancs riches en nodules calcaires. Elles croissent en grand nombre sur les sols nettement siliceux. Autre preuve : on trouve côté à côté dans la même fissure *Ceterach officinarum* DC. réputé calcicole et *Asplenium septentrionale* (L.) HOFFM. réputé silicicole.

la province alors que plus au sud du pays, les rochers calcaires constituent sa station exclusive. *Rosa pimpinellifolia* L. n'avait pas encore été signalé à la « Heid des Gattes » où il forme cependant de beaux peuplements, mais dans des endroits difficilement accessibles.



Photo F. Darimont.

FIG. 2. — « Heid des Gattes ». Profil d'une portion de falaise.  
Vue vers Aywaille.

Une étude phytosociologique de la falaise rocheuse, actuellement entreprise en collaboration avec P. HEINEMANN, sous les auspices du Centre de Recherches écologiques et phytosociologiques de Gembloux, permet de suivre l'évolution de la végétation depuis la roche nue jusqu'au stade forestier. La roche en très forte pente est colonisée par des mousses et des lichens. Sur les pentes moins fortes dominent : *Sedum album* L., *Festuca ovina* L. var. *duriuscula* (L.) KOCH, *Melica ciliata* L., en compagnie de petites fougères *Asplenium septentrionale* (L.) HOFFM. *Asplenium ruta-muraria* L., *Ceterach officinarum* DC.

Il existe un type de pelouse bien caractérisé qui s'établit sur les replats d'inclinaison de 50 à 60% et qui est particulièrement bien réalisé quand ces replats ont au minimum quelques mètres carrés de superficie. La physionomie de cette pelouse est dominée par la présence de *Aster linosyris* (L.) BERNH., auquel s'associent *Festuca ovina* L. var. *duriuscula* (L.) KOCH, *Helianthemum nummularium* (L.), MILL., *Origanum vulgare* L., *Viscaria vulgaris* ROEHL., *Campanula patula* L., *Rosa pimpinellifolia* L., *Asparagus officinalis* L., *Potentilla verna* L., *Sedum album* L. et une foule d'autres plantes.

Peu à peu la pelouse à *Aster linosyris* est envahie par des buissons de *Rosa* div. sp., de *Prunus spinosa* L., de *Crataegus* sp., et ainsi se constitue une broussaille dans laquelle on trouve un grand nombre d'espèces ligreuses : *Mespilus germanica* L., *Evonymus europaeus* L., *Pirus Malus* L. ssp. *silvestris* (MILL.) ASCH. et GR., *Pirus communis* L., *Pirus torminalis* (L.) EHRH., *Acer campestre* L., *Cornus mas* L., *Cornus sanguinea* L., *Berberis vulgaris* L., *Quercus Robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Clematis vitalba* L. Parmi les plantes herbacées de ces broussailles, mentionnons : *Inula coniza* DC., *Vincetoxicum officinale* MOENCH., *Helleborus foetidus* L., *Primula officinalis* (L.) HILL., *Sarothamnus scoparius* (L.) WIMM., *Teucrium Scorodonia* L., *Fragaria vesca* L., *Asplenium Trichomanes* L., *Asplenium Adiantum-nigrum* L., etc. Lorsque le bois se développe, on voit souvent prospérer le lierre, *Hedera helix* L., qui s'installe en tapis continu.

En résumé, une étude plus approfondie de la « Heid des Gattes » confirme le caractère très original de ce site, originalité qui avait été tôt reconnue par nos premiers botanistes. Les problèmes écologiques et biogéographiques soulevés à l'occasion de cette étude sont de première importance et il est à espérer que les recherches pourront être poursuivies en vue de les résoudre.

\* \* \*

Malheureusement, la « Heid des Gattes » est menacée de destruction.

En effet, dès 1889 les carriers jetèrent leur dévolu sur les grès à pavés de l'assise de Montfort et ouvrirent une première carrière à la Falize, dans la partie orientale de la « Heid ». Cette carrière connut des accroissements importants et en 1907 la « Heid » était entamée vers l'ouest par la carrière de Goiveux.

A l'heure actuelle, nous nous trouvons devant une situation très dangereuse. Des carrières ont été ouvertes un peu partout, à l'ouest, au nord, au « Thier des Lets », les deux carrières principales ont par des extensions successives pris un développement considérable et il est question maintenant de les réunir, ce qui signifierait la destruction totale de ce qui fut et est encore, si diminué soit-il, un des sites scientifiques les plus remarquables du pays.

On ne peut passer sous silence les tentatives que des esprits clairvoyants ont faites depuis longtemps pour sauver le site. La première demande de concession souleva une vive opposition de la part du Docteur JOSEPH THIRY d'Aywaille qui avait su discerner l'incomparable valeur esthétique de la « Heid des Gattes ». Son

fils, le Docteur LOUIS THIRY ne tarda pas à embrasser la même cause et il la défend depuis quarante ans, sans jamais se décourager. Cependant les efforts du père et du fils se heurtèrent toujours à un mur d'incompréhension ou de mauvaise volonté.



Photo F. Darimont.

FIG. 3. — «Heid des Gattes». *Artemisia campestris* L., station unique en Belgique.

Placée sous la présidence du Docteur LOUIS THIRY, la commission que les naturalistes liégeois ont constituée en vue de sauver le site, a derrière elle un long passé de lutte. En mettant en valeur, à côté des arguments esthétiques et touristiques, des arguments scientifiques d'une valeur non déniable, en s'adressant aux plus hautes autorités scientifiques et administratives, elle espère bien obtenir la sauvegarde définitive de la «Heid des Gattes».

La Société Royale de Botanique de Belgique servirait utilement la Science en s'associant aux démarches entreprises par les naturalistes liégeois auprès de la Commission Royale des Monuments et des Sites.

# SUR UNE CORRÉLATION FLORALE DE LA VRAIE SYMPÉTALIE ET SON IMPORTANCE SYSTÉMATIQUE

par W. ROBYNS

On divise généralement la classe des Dicotylédones en deux sous-classes : les Choripétales et les Sympétales, basées respectivement sur la pleiophyllie et la gamophylie du périanthe.

Plusieurs auteurs considèrent cette division comme plus ou moins artificielle. En effet, si la gamophyllie caractérise les Sympétales, on rencontre cependant aussi des fleurs gamophylles parmi les Choripétales et vice-versa, de telle sorte que les affinités entre certaines familles placées dans des sous-classes différentes « paraissent » parfois plus étroites qu'entre familles de la même sous-classe. Certains comme WERNHAM (1911, 1912) et WETTSTEIN (1935, pp. 859-861), se basent principalement sur ces faits et plus spécialement sur les relations entre les Sympétales-Pentacycliques et les Choripétales pour considérer toute la sous-classe des Sympétales comme hétérogène, d'origine polyphylétique et dérivée de divers ordres de Choripétales. Pour WERNHAM (1912, p. 377) en particulier, « the absence of » any distinction between the essential organs of Archichlamydeae and Sympetalae » lends further weight to the probability that the two form a continuous series ». D'après cet auteur, les Sympétales dérivent des Archichlamydées par sept phylums distincts (WERNHAM 1912, p. 383), à tel point que « the Sympetalae should not » exist as a separate group in a natural system of classification » (WERNHAM, 1912, pp. 388-389).

PULLE (1937, 1938) a tiré la conclusion logique de cette conception en abandonnant la subdivision classique des Dicotylédones en Choripétales et Sympétales, dans laquelle « the mutual phylogenetic relations have been sacrificed to the practical need for clearness » (PULLE 1937, p. 5). Il a réparti tous les ordres des Dicotylédones en huit séries phylogénétiques, dans lesquelles les ordres des Sympétales sont disposés chaque fois à la fin indiquant des termes de l'évolution, à savoir (1) :

(1) Les ordres des Sympétales sont en italique.

Série : Casuarinales → « Amentiflorae » → Urticales → Centrospermae → *Plumbaginales* → *Primulales*.

Série : « Amentiflorae » → Proteales → Santalales → Balanophorales.

Série : Hamamelidales → Ranales → *Ebenales*.

Série : Ranales → Aristolochiales → Rosales → Myrtales.

Série : Rhoeadales → Parietales → *Cucurbitales* → Guttiferales → *Ericales* → *Campanulatae*.

Série : Rosales → Pandales → Malvales → Tricocceae → Geraniales → Terebinthales → Rhamnales.

Série : Terebinthales → Celastrales → Umbelliflorae → *Rubiales*.

Série : Terebinthales → Ligustrales → *Contortae* → *Tubiflorae* → *Plantaginales*.

On ne peut s'empêcher de se demander si cette conception et cette classification se justifient dans l'état actuel de nos connaissances ?

Pour répondre complètement à cette question, il faudrait étudier comparativement l'ensemble des caractères végétatifs et floraux des Sympétales et des Choripétales. Comme il nous est impossible d'entreprendre cette vaste étude, nous nous contenterons ici d'examiner sommairement la valeur du caractère différenciel fondamental des deux sous-classes, à savoir le phénomène de la gamophylle florale tant dans les Sympétales que dans les Choripétales.

#### I. — *La gamophylle dans la sous-classe des Sympétales.*

Dans la sous-classe des Sympétales, la fleur possède un périanthe hétérochlamydé bien différencié en calice et en corolle. Abstraction faite des Adoxaceae, petite famille aberrante et fort isolée, dont la position systématique est encore incertaine, les rares groupes apétales qu'on rencontre dans les Primulaceae (*Glaux*) et les Oleaceae (*Fraxinus*, *Olea* et *Forestiera*), constituent des cas isolés et exceptionnels, dûs apparemment à des phénomènes de réduction florale. Cette apétalie ne se présente d'ailleurs jamais dans des groupes supérieurs au genre.

La corolle des Sympétales est gamopétale, c'est-à-dire qu'elle s'enlève entièrement et d'une seule pièce du réceptacle. Elle comprend deux parties distinctes : un tube plus ou moins développé surmonté d'un limbe, généralement étalé. La nature du tube corollin nous est connue par les belles recherches classiques d'organogénie florale de PAYER (1857, *passim*). D'après cet auteur, en cas de gamopétalié, les primordiums des pétales se présentent sur le méristème floral sous forme de petits mamelons isolés, apparaissant simultanément quand il s'agit de fleurs actinomorphes et successivement lorsqu'il s'agit de fleurs zygomorphes. Ces primordiums isolés, dûs à des cloisonnements cellulaires se produisant dans le méristème sous-dermatogénique, croissent de « haut en bas, c'est-à-dire que leurs extrémités se montrent » d'abord et le reste ensuite » (PAYER 1857, p. 712). Ils sont, en effet, bientôt soulevés par un bourrelet basilaire circulaire qui leur est commun et dont le développement va produire le tube de la corolle, alors que les mamelons isolés donneront les lobes

du limbe. Des phénomènes d'étirement impriment ensuite à la corolle sa forme définitive et déterminent les longueurs respectives du tube et des lobes qui le surmontent. Il résulte de cette description, qui est entièrement conforme à ce que nous avons pu observer dans *Browallia speciosa* HOOK. (ROBYNS 1931, pp. 24-30 et pl. VI), que la gamopétalie provient en réalité d'une concrescence congénitale de toute la base de la corolle, et non pas, comme on pourrait le croire, d'un phénomène secondaire de soudure latérale de pétales d'abord libres entr'eux.

Les étamines des Sympétales sont insérées sur le tube de la corolle, soit à la base, soit vers le milieu, soit à la gorge. D'après PAYER (1857) — également confirmé par nous (ROBYNS, *loc. cit.*) — les primordiums des étamines sont au début entièrement indépendants des primordiums des pétales. Mais plus tard, les ébauches indépendantes des étamines sont soulevées par le même bourrelet basilaire circulaire que les ébauches des pétales, de telle sorte que les filets des étamines sont concrescents à leur base et sur une certaine longueur avec les pétales. *L'insertion des étamines sur le tube de la corolle paraît ainsi liée à la gamopétalie elle-même, en ce sens qu'elle résulte de l'allongement d'une portion basilaire circulaire commune aux pièces de ces deux verticilles. En corrélation avec ce mode spécial de formation, c'est-à-dire avec cette double concrescence congénitale, l'androcée est réduit à un seul verticille d'étamines généralement alternes.* Les fleurs sont de ce fait haplostémones et tétracycliques.

Cette corrélation morphogénétique, qui gagnerait à être étayée et précisée par des études détaillées d'organogénie florale, nous paraît propre à la *vraie* sympétalie. Elle se trouve réalisée, à des degrés très divers, dans les fleurs de l'immense majorité des groupes rangés habituellement dans la sous-classe des Sympétales, sous le nom de Tétracycliques, à savoir, d'après le Syllabus d'ENGLER et DIELS (1936), les Ericales-Epacridineae, les Primulales, les Plumbaginales, les Contortae, les Tubiflorae, les Plantaginales, les Rubiales et les Campanulatae.

Dans tous ces ordres, les étamines alternent toujours avec les pétales, sauf dans les Primulales et les Plumbaginales, où elles sont obstémones. De plus, dans les Theophrastaceae et quelques Primulaceae, notamment dans les genres *Soldanella*, *Samolus* et *Lysimachia* (PAX et KNUTH 1905), on trouve à la gorge de la corolle des appendices épisétales, interprétés très généralement comme des staminodes, de telle sorte que l'on considère habituellement l'androcée des Primulales comme typiquement diplostème, expliquant l'obstemonie par l'avortement du verticille externe de l'androcée. Mais comme cette interprétation est loin d'être démontrée et que l'obstemonie semble plutôt indiquer une origine commune des pétales et des étamines, nous considérons ces ordres comme typiquement tétracycliques. Ajoutons, que dans un genre de Primulaceae, notamment *Pelletiera* et dans certains genres de Myrsinaceae, à savoir : *Heberdenia*, *Embelia* et *Suttonia* (MEZ 1902), la corolle apparaît dialypétale, mais avec les étamines cependant toujours insérées sur les pétales. De la choripétalie avec étamines insérées sur le réceptacle floral ne s'observe que très exceptionnellement dans les Sympétales-Tétracycliques, notamment dans les Oleaceae-Fraxineae, les Salvadoraceae et quelques genres de Campanulaceae, à savoir : *Phyteuma* et *Dialypetalum*.

Enfin, quelques Epacridaceae, les Plumbaginaceae-Plumbagineae et certaines Campanulatae, plus spécialement les Campanulaceae et quelques Goodeniaceae, tout en étant par l'ensemble de leurs caractères floraux des Sympétales, ne semblent pas montrer la corrélation en question, car l'androcée, bien que haplostémone, y est généralement inséré sur le réceptacle floral. Toutefois, dans les genres suivants de Campanulaceae (SCHOENLAND 1894) : *Rhigiophyllum*, *Siphocodon*, *Sphenoclea*, *Cythocarpus*, *Centropogon*, *Siphocampylus*, *Hypsela*, *Lysipomia*, *Rhizocephalum*, *Isotoma* et *Brighamia*, l'androcée est inséré comme d'habitude sur le tube de la corolle.

Les autres ordres généralement classés dans les Sympétales, à savoir : les Dianisiales, les Ericales-Ericineae et les Ebenales — près desquels on peut classer également les Fouquieriaceae (REICHE 1921) —, ne montrent pas la corrélation morphogénétique en question, car les fleurs y sont généralement diplostémones — ou parfois même polystémones — et donc pentacycliques. Abstraction faite des Ebenales d'ailleurs, on rencontre ici dans plusieurs familles et plus spécialement dans les Ericaceae et les Pirolaceae, divers degrés de sympétalie avec insertion des étamines sur le tube corollin ou sur le réceptacle floral à côté de cas de vraie choripétalie et même une famille entièrement choripétale, à savoir les Clethraceae.

Des groupes gamopétalés et dialypétalés voisinent aussi dans les Cucurbitales qui, malgré la prédominance des formes sympétales et malgré l'haplostémonie, sont classées parmi les Choripétales par certains auteurs, notamment par HUTCHINSON (1926) à côté des Begoniaceae et par PULLE (1937, 1938) entre les Paritäles et les Guttiferales. Ajoutons, que les Cucurbitales semblent différer de toutes les Sympétales, non seulement par les ovules bitégumentés, mais aussi par les fleurs unisexuées et à réceptacle cupuliforme plus ou moins développé donnant insertion au périanthe et aux étamines.

Au point de vue de l'organisation florale, les Sympétales se subdivisent donc naturellement en deux groupes : les Tétracycliques et les Pentacycliques reliés entr'eux par diverses formes de passage. Les Sympétales sont ainsi à considérer comme une sous-classe *par enchaînement*, dont le groupe principal, c'est-à-dire les Tétracycliques ou les Eusympétales (ENGLER 1926, p. 167), est des plus homogènes et comprend la majorité des familles pour la plupart très affines entre-elles et dont le groupe annexe, c'est-à-dire les Pentacycliques, apparaît plus hétérogène et ne comprend que quelques familles où la tendance à la gamopétalie, tout en étant prédominante, n'a pas encore abouti à la vraie sympétalie.

## II. — *La gamophyllie dans la sous-classe des Choripétales.*

Rappelons d'abord que dans les Choripétales typiques (PAYER 1857), le périgone ou la corolle naissent sur le méristème floral sous forme de primordiums isolés et qui restent indépendants durant tout le cours de leur développement. Il en est de même des étamines qui naissent et restent indépendantes de la corolle et sont donc insérées sur le réceptacle floral. Contrairement à ce que laisse supposer WER-

NHAM (1912, p. 377), il y a donc bien une différence fondamentale entre l'organogénie des fleurs typiquement choripétales et celle des vraies fleurs sympétales.

Si nous passons en revue toute la sous-classe des Choripétales, nous y rencontrons des fleurs gamophylles de nature très diverse. Bien que l'organogénie florale de beaucoup de groupes, surtout tropicaux, soit encore totalement inconnue, nous pouvons cependant y reconnaître plusieurs catégories fort distinctes les unes des autres d'après la valeur morphologique du tube floral.

I. Les fleurs à *réceptacle tubulaire*, comme les Santalaceae, les Capparidaceae-Maerueae, les Turneraceae, les Malesherbaceae, les Passifloraceae et beaucoup de Myrtiflorae. Cette sorte de gamophylle, dûe à un accroissement du réceptacle en forme de tube ou de coupe autour ou au-dessus de l'ovaire et portant le périanthe pleiophylle et l'androcée, n'a évidemment rien à voir avec la Sympétalie. Les Cucurbitales, à cause de leur réceptacle cupuliforme, trouveraient peut-être leur place ici.

II. Les fleurs à *pérgone gamophylle* à des degrés divers. C'est le cas pour un certain nombre de familles de Monochlamydées, où le périanthe est en réalité homochlamydé et formé de tépales. Dans les ouvrages floristiques, on considère généralement ce périanthe unique comme correspondant à un exopérianthe ou calice. Mais comme cette assimilation n'est guère prouvée et que la valeur morphologique de ce périanthe unique peut être très diverse, il vaut mieux l'appeler périgone.

Les fleurs des Monochlamydées sont généralement haplostémones et souvent obstémones, à étamines hypogynes et insérées sur le réceptacle floral. Cette position de l'androcée se maintient dans les groupes à pérgone concrescent, sauf dans quelques familles où les étamines sont insérées sur le tube du pérgone, de telle sorte que la fleur y « ressemble » davantage à celle des Sympétales. C'est le cas notamment pour certaines Proteaceae, les Loranthaceae-Loranthoideae, certaines Opiliaceae (1), les Hydnoraceae, certaines Basellaceae et Portulacaceae (*Montia*)

Tous ces groupes à pérgone concrescent ne peuvent pas être considérés comme des Sympétales, puisqu'ils n'ont pas de vraie corolle et qu'ils présentent un degré d'organisation florale beaucoup moins différencié. Tout au plus peut-on dire, que dans les Monochlamydées s'est manifestée la même tendance à produire un périanthe gamophylle que dans la sous-classe des Sympétales, mais sans que cette réalisation implique une parenté morphologique entre ces groupes par ailleurs très éloignés les uns des autres.

III. Les fleurs à *corolle gamophylle* qui se rencontrent dans les Hétérochlamydées.

Il faut commencer par distinguer ici entre la pseudosympétalie et la sympétalie proprement dite.

a) Dans la pseudosympétalie, les pétales sont adhérents ou cohérents entr'eux

---

(1) Pour autant que l'on considère cette famille comme homochlamydée.

par leurs bords latéraux et au sommet, de telle sorte, qu'à l'anthèse, toute la corolle se détache du réceptacle à sa base et d'une seule pièce sous forme d'un capuchon ou d'une coiffe. Ce fait est bien connu dans quelques familles comme les Vitaceae, les Caryocariaceae, les Marcgraviaceae, certaines Myrtaceae (*Eucalyptus*), ainsi que les Stackhousiaceae où les pétales sont latéralement soudés en tube tout en restant libres à leur base. Ce phénomène spécial n'a évidemment rien à voir avec la sympétalie proprement dite.

b) La sympétalie proprement dite se rencontre dans un grand nombre de groupes hétérochlamydés classés généralement dans la sous-classe des Choripétales, soit isolément dans l'un ou l'autre genre ou dans l'une ou l'autre tribu, soit, ce qui est plutôt exceptionnel, dans toute une famille.

La concrescence de la corolle peut y présenter les degrés les plus divers, mais les étamines y sont le plus souvent insérées sur le réceptacle floral, ou tout au plus légèrement adhérentes à la base de la corolle. Il s'agit dans tous ces groupes, dont l'énumération serait fastidieuse ici, d'une sympétalie de la corolle seule, n'affectant pas l'androcée et qui diffère ainsi nettement du phénomène que nous avons décrit dans la sous-classe des Sympétales.

Il n'en est plus de même lorsque les étamines sont nettement insérées sur le tube de la corolle, comme c'est le cas dans certaines Olacaceae, Crassulaceae, Brunniaceae, Rutaceae, Meliaceae, Dichapetalaceae et Icacinaceae ainsi que dans les Corynocarpaceae, les Achariaceae et les Caricaceae, familles qui toutes méritent de retenir plus longuement notre attention.

1. — Dans les Olacaceae (SLEUMER 1935), famille à hétérochlamydie peu prononcée et androcée variable en 1-3 verticilles, la sympétalie est plus fréquente que la choripétalie et présente les degrés les plus divers. Parfois, comme dans le genre *Olax*, les pétales sont seulement concrescents par paires, mais le plus souvent ils forment un tube portant les étamines. Dans la plupart de ces groupes sympétales, l'androcée est cependant diplostémone, excepté dans les genres *Brachynema*, *Caiheda*, *Anacolosa* et *Schoepfia*, qui rappellent ainsi la vraie gamopétalie décrite plus haut, sauf qu'ils sont obstémones. L'organogénie florale de ces groupes nous est malheureusement totalement inconnue, mais, par l'ensemble de ses caractères, cette famille est très éloignée de la sous-classe des Sympétales.

2. — Dans les Crassulaceae (BERGER 1930), famille par ailleurs très naturelle, les genres gamopétales à étamines insérées sur le tube corollin voisinent avec les genres choripétales. Citons : *Bryophyllum*, *Kalanchoe*, *Cotyledon*, *Adromischus Umbilicus*, *Mucizonia*, *Pistorinia*, *Pseudosedum*, *Afrovivella*, *Sempervivella* qui sont diplostémones et *Vauanthes* et *Rochea* qui sont haplostémones, à étamines alternant avec les pétales. Dans les deux derniers genres tétracycliques semble se manifester ainsi la corrélation morphogénétique signalée pour la sous-classe des Sympétales. Notons que la tendance à la gamopétalie se manifeste à des degrés très divers et un peu partout dans cette famille, à tel point que certains genres comme *Echeveria*, comprennent des espèces choripétales à côté d'espèces sympétale.s

3. — La petite famille choripétale et haplostémone des Bruniaceae (NIEDENZU et HARMS 1930) renferme un seul genre à corolle sympétale avec étamines alternes et insérées à la gorge du tube, à savoir *Lonchostoma* autrefois classé dans les Sympétales.

4. — Dans la famille dialypétale des Rutaceae (ENGLER 1931), en dehors du genre *Correa* où la corolle seule est gamopétale avec androcée diplostémone et hypogyne, la sympétalie caractérise la sous-tribu des Cusparieae-Cuspariineae. La fleur est ici généralement haplostémone à étamines épisétales et présente les degrés les plus divers de la sympétalie. A côté de genres à choripétalie typique tels que *Spiranthera*, *Almeidea*, *Euxylophora* et *Adiscanthus*, on y trouve des corolles à 4 pétales concrescents, le cinquième restant libre dans le genre *Lubaria*, de la sympétalie de la corolle seule dans le genre *Leptothyrsa* et apparemment de la vraie sympétalie avec androcée légèrement adhérent à la base du tube dans le genre *Rauia* ou nettement inséré sur le tube comme dans les genres *Ticorea*, *Galipea*, *Raputia*, *Decagonocarpus*, *Erythrociton*, *Cusparia*, *Naudinia*, *Ravenia* et *Monnieria*.

5. — Dans la petite famille toujours haplostémone des Dichapetalaceae (ENGLER et KRAUSE 1931), le genre *Dichapetalum*, Section *Eudichapetalum*, comprenant la majorité des espèces, est choripétale et à androcée hypogyne, tandis que dans les sections *Rhopalocarpus*, *Brachystephanus* et *Taporinia*, la corolle est plus ou moins sympétale et à étamines insérées sur le tube. Les genres restants : *Stephanopodium*, *Tapura* et *Gonypetalum* sont par contre entièrement sympétales avec étamines insérées sur le tube.

Comme toute la famille des Dichapetalaceae — aussi bien les groupes dialypétales que les groupes sympétales — est typiquement tétracyclique et à étamines épisétales, il faut se demander si la corrélation florale signalée dans la sous-classe des Sympétales s'y trouve réalisée vraiment ? A ce point de vue, on semble retrouver ici une situation quelque peu comparable à celle des Campanulaceae.

6. — Dans la famille des Meliaceae (HARMS 1940), la fleur est typiquement choripétale, à androcée diplostémone ou pleiostémone et inséré sur le réceptacle floral. Seuls les petits genres *Munronia*, *Turraeanthus* et *Didymochiton* ont une corolle nettement sympétale, à androcée inséré sur le tube corollin mais toujours diplostémone.

7. — Dans les Icacinaceae (SLEUMER 1942), famille toujours haplostémone et à étamines alternes avec les pétales, les genres choripétales voisinent avec les genres sympétales. Dans ces derniers, le tube corollin est souvent très développé et les étamines sont toujours insérées sur le tube comme dans la sous-classe des Sympétales. Nous retrouvons ainsi dans cette famille, typiquement tétracyclique, la même situation que dans les Dichapetalaceae.

8. — La petite famille des Corynocarpaceae (KRAUSE 1942) possède des fleurs à corolle courtement sympétale à la base, à androcée toujours diplostémone et inséré sur le tube corollin.

9. — La petite famille des Achariaceae (HARMS 1925 a) possède des fleurs unisexuées à corolle tubulaire et à androcée toujours haplostémone et épisétale, les

étamines étant insérées sur le tube corollin, sauf dans le genre *Ceratiosicyos*, où elles sont portées par le réceptacle floral.

10. — Dans les Caricaceae (HARMS 1925 b) à fleurs unisexuées ou polygames et diplostémone, la corolle des fleurs mâles est concrescente en tube avec les étamines insérées à la gorge, tandis que la corolle des fleurs femelles est généralement à pétales libres ou légèrement et irrégulièrement concrescents à la base.

De ce bref aperçu résultent les faits suivants :

1<sup>o</sup> La sympétalie de la corolle seule, c'est-à-dire la simple concrècence des pétales n'affectant pas l'androcée, se rencontre à des degrés divers un peu partout mais toujours isolément parmi les Choripétales hétérochlamydées.

2<sup>o</sup> Quant à la sympétalie accompagnée de l'insertion de l'androcée sur le tube corollin, elle est fort rare parmi les Dialypétales, ne se rencontrant, pour autant que notre documentation soit complète, que dans les dix familles énumérées plus haut. Dans sept de celles-ci : les Olacaceae, Crassulaceae, Bruniaceae, Rutaceae, Dichapetalaceae, Meliaceae et Icacinaceae, la dialypétalie non seulement voisine avec la sympétalie, mais est encore généralement prédominante, se manifestant dans la majorité des groupes, de telle sorte que la sympétalie s'y présente comme un caractère secondaire. D'ailleurs, par l'ensemble de leurs caractères et plus spécialement par leur organisation florale, ces familles sont incontestablement des Choripétales. Seules trois petites familles : les Corynocarpaceae, Achariaceae et Caricaceae paraissent entièrement gamopétales. Remarquons que la première a été parfois classée dans les Ebenales près des Sapotaceae, d'autant plus que le verticille externe de l'androcée y est souvent staminodial. Ajoutons que dans les Achariaceae, qui ne comprennent que trois genres monotypiques, l'androcée est hypogyne et inséré sur le réceptacle floral dans le genre *Ceratiosicyos* et que dans les Caricaceae, la sympétalie n'affecte généralement que les fleurs mâles.

3<sup>o</sup> Enfin, dans la plupart des Olacaceae et Crassulaceae sympétales, dans toutes les Meliaceae sympétales, dans les Corynocarpaceae et les Caricaceae, l'androcée est diplostémone. Par contre, dans quatre genres d'Olacaceae : *Brachynema*, *Cathedra*, *Anacolasa* et *Schoepfia*, l'androcée est obstémone ; tandis que dans deux genres de Crassulaceae : *Vauanthes* et *Rochea*, dans un genre des Bruniaceae, *Lonchostoma*, dans les Rutaceae-Cuspariinae gamopétales, dans les Dichapetalaceae et les Icacinaceae gamopétales ainsi que dans les Achariaceae, l'androcée est haplostémone et épisépale. C'est donc uniquement dans ces derniers groupes à étamines alternant avec les pétales que l'on rencontre *apparemment* la corrélation morphogénétique signalée pour la sous-classe des Sympétales. Nous disons apparemment parce que l'organogénie florale de ces groupes est encore inconnue de nos jours.

### III. — Résumé et Conclusions.

De l'exposé fort sommaire qui précède, nous pouvons tirer les quelques conclusions suivantes :

1. — La tendance à la gamophylle de la fleur se manifeste dans l'ensemble des Dicotylédones par la production d'un tube floral, qui s'y est réalisée de diverses manières, de telle sorte qu'il y a lieu d'y distinguer plusieurs catégories d'après la nature morphologique du tube :

- 1) Les fleurs à réceptacle tubulaire : quelques Choripétales et les Cucurbitales.
- 2) Les fleurs à périgone gamophylle : certaines Monochlamydées.
- 3) Les fleurs à corolle gamophylle présentant trois degrés progressifs de différenciation.
  - a) La sympétalie de la corolle seule : diverses Choripétales heterochlamydées et certaines Ericales.
  - b) La sympétalie de la corolle affectant l'androcée qui est inséré sur le tube corollin.
    - α) Androcée diplostémone : Choripétales hétérochlamydées : certaines Olacaceae, Crassulaceae et Meliaceae, les Corynocarpaceae et les Caricaceae, ainsi que les Sympétales pentacycliques.
    - β) Androcée haplostémone : Choripétales hétérochlamydées : certaines Olacaceae, Crassulaceae, Bruniaceae, Rutaceae-Cuspariineae, Dichapetalaceae, Icacinaceae et les Achariaceae, ainsi que les Sympétales tétracycliques.

Si toutes ces formes gamophylles sont le résultat d'une même tendance, elles sont analogues, remplissant le même rôle de protection renforcée vis-à-vis de l'androcée et du gynécée (1) ; mais elles sont loin d'être homologues, puisqu'elles ont une origine et une valeur morphologique différentes. Aussi, elles mériteraient d'être étudiées comparativement au point de vue de leur organogénie.

2. — La dernière catégorie à androcée haplostémone et qui montre, du moins dans les Sympétales tétracycliques, une corrélation morphogénétique très nette, paraît manifestement la plus évoluée et constitue seule pour nous la vraie sympétalie.

3. — La sympétalie avec insertion de l'androcée sur le tube corollin caractérise la sous-classe des Sympétales dans son ensemble, surtout si on en excepte les Cucurbitales, tandis qu'elle ne se rencontre que rarement et isolément parmi les Choripétales hétérochlamydées. Ce qui plus est, la vraie sympétalie avec androcée haplostémone est propre à la majorité des groupes de cette sous-classe, à savoir les Tétracycliques ou les Eusympétales, dont la plupart des familles sont étroitement reliées entre elles par des affinités naturelles (voir ENGLER 1926, p. 167).

4. — Les rapprochements entre Choripétales et Sympétales, basées sur la gamophylle de la fleur, ne semblent, en général, pas fondées et sont, en tout cas, à revoir à la lumière des données de l'organogénie florale. La gamophylle des Choripétales présentant, comme nous venons de le démontrer, une grande diversité, il s'agit souvent d'une ressemblance superficielle n'indiquant que des analogies. C'est en particulier le cas pour les soi-disantes affinités entre les Basellaceae à périgone

(1) Elles ne s'expliquent donc pas par une adaptation progressive à la visite d'insectes comme l'admet Wernham (1911, pp. 79-83, 155 et 217 et 1912, *passim*).

gamophylle d'une part et les Plumbaginales à gamopétalie vraie d'autre part (WETTSTEIN 1935, p. 862), qui par ailleurs ne semblent avoir en commun que la placentation centrale, caractère qui peut être dû à une simple convergence.

Ajoutons que d'autres rapprochements entre Choripétales et Sympétales basées sur des caractères végétatifs, comme, par exemple, celui des Caryophyllaceae et des Gentianaceae à port analogue, sont aussi souvent purement hypothétiques et inspirées par des conceptions phylogénétiques elles-mêmes hypothétiques (voir ENGLER 1926, p. 167).

5. — Par leurs caractères floraux, les Sympétales constituent une sous-classe homogène, qu'il faut maintenir comme groupe séparé et opposer à l'ensemble des Choripétales. Ceci est surtout le cas pour les Tétracycliques ou les Eusympétales (voir aussi SCHÜRHoff 1926), qui constituent le groupe principal et le plus évolué de cette sous-classe par enchaînement. Certes, la gamophylle est l'expression d'une tendance générale des Dicotylédones (HUTCHINSON 1926, p. 5) et même de toutes les Angiospermes, puisqu'elle se rencontre aussi dans beaucoup de Monocotylédones (1); mais elle constitue indiscutablement un progrès par rapport à la pleiophylle, surtout dans sa forme la plus évoluée, à savoir la vraie sympétalie à androcée haplostémone par corrélation morphogénétique et inséré sur le tube corollin. Dans les Tétracycliques, la vraie sympétalie est d'ailleurs associée à un ensemble d'autres caractères progressifs très évolués (2), qui en font un groupe hautement différencié, de telle sorte que, contrairement à l'opinion de SCHÜRHoff (1926, p. 14), ce type de sympétalie peut être considéré comme l'expression d'une affinité naturelle entre tous les membres de ce groupe. Certes, comme dans toute classification biologique, il n'y a pas de distinction absolue entre Choripétales et Sympétales et quelques groupes imparfaitement connus d'ailleurs au point de vue de la morphogénèse florale, restent encore litigieux entre les deux sous-classes. Il s'agit plutôt d'une distinction de degré, basée sur un ensemble de caractères (3) correspondant à une différenciation progressive et plus avancée, mais qui confère à la sous-classe des Sympétales et surtout aux Eusympétales une unité d'organisation remarquable et qui n'est d'ailleurs pas incompatible avec une origine polyphylétique du groupe.

Pour terminer, nous voulons mettre en garde contre les « ressemblances morphologiques apparentes », qui n'indiquent pas nécessairement des homologies et des affinités morphologiques. Beaucoup de caractères d'organisation florale en particulier sont ainsi à réétudier et à préciser à la lumière des données de l'organogénie, qui permettront de déceler leur véritable nature et partant leur valeur systématique.

Février 1944.

(1) La vraie sympétalie est cependant très rare dans les Monocotylédones et s'y rencontre par exemple, dans les Xyridaceae.

(2) Tels que les tendances à la zygomorphie, à la spécialisation de l'appareil pollinisateur, à la schizocarpie, à la carpospermie, à l'épigynie et à l'agglomération des fleurs en inflorescences denses.

(3) Et non pas sur un caractère unique comme le pense Hutchinson (1926, p. 9, note infrapaginale 5).

## BIBLIOGRAPHIE

- 1930 BERGER, A. — Crassulaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 18a, p. 352 (1930).
- 1926 ENGLER, A. — Angiospermae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 14a (1926).
- 1931 ID. — Rutaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 19a, p. 187 (1931).
- 1936 ENGLER, A. et DIELS, L. — Syllabus der Pflanzenfamilien, 11<sup>e</sup> édit., Berlin 1936.
- 1931 ENGLER, A. et KRAUSE, K. — Dichapetalaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 19c, p. 1 (1931).
- 1925a HARMS, H. — Achariaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 21, p. 507 (1925).
- 1925b ID. — Caricaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 21, p. 510 (1925).
- 1940 ID. — Meliaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 19b 1, p. 1 (1940).
- 1926 HUTCHINSON, J. — The families of flowering plants. I Dicotyledons, Londres 1926.
- 1942 KRAUSE, J. — Corynocarpaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 20b, p. 22 (1942).
- 1902 MEZ, C. — Myrsinaceae in *Engl., Das Pflanzenreich*, IV, 236 (1902).
- 1930 NIEDENZU, Fr. et HARMS, H. — Bruniaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 18a, p. 288 (1930).
- 1905 PAX, E. et KNUTH, R. — Primulaceae in *Engl., Das Pflanzenreich*, IV, 237 (1905).
- 1857 PAYER, J. B. — Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte et Atlas, Paris, 1857.
- 1937 PULLE, A. A. — Remarks on the System of the Spermatophytes, Utrecht 1937.
- 1938 PULLE, A. A. — Compendium van de terminologie, nomenclatuur en systematiek der Zaadplanten, Utrecht 1938.
- 1921 REICHE, K. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Fouquieria*. *Engl. Bot. Jahrb.*, LVII, p. 287 (1921).
- 1931 ROBYNS, W. — L'organisation florale des Solanacées zygomorphes, *Ac. Roy. Belg., Cl. Sc.*, Mém. in-8°, n° 1425 (1931).
- 1894 SCHOENLAND, S. — Campanulaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, IV, 5, p. 41 (1894).
- 1926 SCHÜRHOFF, P. N. — Zur Pleiophylie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung. *Fedde Rep. Sp. Nov., Beih.*, XLI, p. 3 (1926).
- 1935 SLEUMER, H. — Olacaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 16b, p. 1 (1935).
- 1942 ID. — Icacinaceae in *Engl.-Prantl, Natürl. Pflanzenfam.*, 2<sup>e</sup> édit., 20b, p. 322 (1942).
- 1911-1912 WERNHAM, H. F. — Floral evolution with particular reference to the Sympetalous Dicotyledons. *New Phytologist*, X, pp. 73-83, 109-120, 145-159, 217-226, 293-305 (1911) et XI, pp. 145-166, 217-235, 290-305, 373-397 (1912).
- 1935 WETTSTEIN, R. — Handbuch der Systematischen Botanik, 4<sup>e</sup> édit., Leipzig et Vienne, 1935.

## SÉANCE DU 7 MAI 1944

Présidence de M. M. HOMÈS, président.

---

La séance est ouverte à 14 h. 30.

Sont présents : M. Castagne, le rév. Abbé Callens, MM. De Langhe, Demaret, Delvosalle, De Wildeman, Duvigneaud, Ferrand, Haumann, Heinemann, Homès, Kufferath, Lebrun, Lawalrée, Léonard, Matagne, Pirsoul, Smets, Symoens, Van Aerdschot, Vanden Berghen, Van Hoeter, van Oye, Van Rompaye, Meille Van Schoor, MM. Wiame, Wouters et le secrétaire.

Se sont excusés : M. Charlet, M<sup>me</sup> Frison, MM. Robijns, Van Meel, Verleyen et le Secrétaire.

L'Assemblée entend les communications suivantes :

MM. J. E. De Langhe et P. Duvigneaud. — Les groupements végétaux à *Li-paris* de la Tête de Flandre.

P. van Oye. — Biogéographie et écologie des Desmidiées de l'étang de Beernem (Belgique).

Tout comme pour la Haute Fagne (Bull. Soc. Bot. Belg. 1935, 38), la Campine (Bull. Soc. Bot. Belg. 1941, 73) et le Kraenepoel (Biol. Jaarb. 1941, 8), j'ai examiné la flore desmidienne d'un petit étang se trouvant sur le domaine de M. le Chevalier Hubert van Outryve d'Ydewalle à Beernem, pendant une période de 2 ans, c'est-à-dire du 26-III-41 au 14-IV-43 et cela tous les quinze jours.

Cet étang présentait pendant ce temps une évolution montrant 3 périodes. Une à pH au-dessus de 6 du 7-V-'41 au 9-X-'41. Une deuxième à pH au-dessus de 5 du 22-X-'41 au 10-VI-'42. Une troisième du 27-VI-'42 au 14-IV-'43 à pH au-dessus de 4 et en-dessous de 5.

Pendant la première j'ai trouvé 19 espèces de Desmidiées, 14 espèces du genre *Closterium* une du genre *Arthrodesmus*, 1 du genre *Cosmarium*, 2 *Micrasterias* et une du genre *Staurastrum*.

Pendant la deuxième période, seulement 12 espèces de Desmidiées furent trouvées. Notamment 8 du genre *Closterium*, 1 du genre *Pleurotaenium* et 3 du genre *Staurastrum*.

Les raisons qui ont causé le changement de pH sont connues. Le premier changement a été l'effet du nettoyage de l'étang, tandis que le second fut la conséquence des travaux effectués dans le Château des Trois Bois où une pièce d'eau fut creusée de plus de 3 mètres de profondeur et l'eau stagnante du puits en construction fut trans-

vasée dans le petit étang dont j'examinais la flore desmidienne. J'ai donc pu examiner dans la nature un phénomène ayant tous les caractères d'une expérience de laboratoire, mais à une bien plus grande échelle qu'elle n'aurait pu être exécutée au laboratoire.

L'examen de la flore desmidienne de ce petit étang nous permet de conclure que cet étang est de date ancienne et que son pH doit avoir varié entre 5,2 et 6,2. La florule desmidienne se compose d'éléments anciens rappelant la flore desmidienne de la Campine et d'éléments nouveaux venant des alentours. En jugeant d'une flore algale d'un biotope il faut tenir compte du facteur temps. C'est-à-dire la durée que les espèces ont eu à leur disposition pour s'installer et pour prendre la place des espèces autochtones.

Enfin la conclusion la plus importante est que chaque Desmidiée est individuellement sténoinique.

La dernière conclusion ressort du fait que la plupart des Desmidiées trouvées peuvent vivre à des pH variant de 5 à 7 et beaucoup à des pH de 4 à 7 et que néanmoins dès que le pH descendait brusquement au-dessous de 6, vers 5 à 5,9 la plupart des Desmidiées disparaissaient et lors du second changement d'au-dessus de 5 à un pH de 4 à 4,9, toute flore desmidienne a disparu complètement.

Cette conclusion explique beaucoup de faits de la biologie des Desmidiées qui étaient restés inexpliqués jusqu'à présent surtout dans le domaine des associations desmidienennes.

Le travail a paru en entier dans : Biologisch Jaarboek 1944, II, 104-151, 25 fig., 1 carte.

A. Lawalrée — La position systématique des Lemnacées (voir ce bulletin, p. 27).

L'Assemblée décide en principe d'effectuer l'herborisation annuelle de la Société le 18 juin prochain. Cette excursion d'intérêt particulièrement forestier et phytosociologique sera dirigée par MM. Delevoy, inspecteur des Eaux et Forêts et Lebrun, Secrétaire scientifique de l'Inéac.

La séance est levée à 17 h.

---

# LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES LEMNACEAE ET LEUR CLASSIFICATION

par André LAWALRÉE

## INTRODUCTION.

Les botanistes récents : ENGLER (11, 12), RENDLE (28), WARMING (32), FRITSCH (14), HUTCHINSON (20), WETTSTEIN (33), ENGLER et DIELS (13) et PULLE (26), rangent les Lemnaceae dans l'ordre des Spadiciflorae (ou des Spathiflorae), et les rapprochent des Araceae. BEILLE (3) traite les Lemnaceae en sous-famille des Araceae. Ces auteurs invoquent la prétendue homologie des appareils végétatifs de *Pistia* et de *Spirodela*, et certaines analogies florales. Selon eux, les Lemnaceae sont issues des Araceae par dégradation, et *Pistia* représente un état intermédiaire de dégradation. La série phylogénétique : Araceae-*Pistia* → *Spirodela*-Lemnaceae, semble des mieux établies.

Certains botanistes plus anciens tinrent les Lemnaceae une tribu des Najadaceae (RICHARD, 29) ; d'autres, une famille distincte mais voisine de celle des Najadaceae (DUMORTIER, 9 ; BRAUN, 4), et EICHLER (10) range les Lemnaceae dans l'ordre des Helobiae.

C'est la dernière opinion, unanimement abandonnée aujourd'hui, que la première partie de cette note défend ; il y est montré que les Lemnaceae relèvent de l'ordre des Helobiae, et sont une famille apparentée étroitement à celle des Najadaceae.

\* \* \*

La plupart des auteurs qui adoptent l'hypothèse phylogénétique : Araceae-*Pistia* → *Spirodela*-Lemnaceae, rangent les Lemnoideae en premier lieu, les Wolffioideae en second. Ainsi : ENGLER (11), HEDELMAIER (19), HUTCHINSON (20), ENGLER et DIELS (13).

L'abandon de l'hypothèse susdite, oblige à reviser la classification des Lemnaceae. C'est l'objet de la seconde partie de cette note, où est défendue la classification inverse, proposée par HEDELMAIER (17) et adoptée par EICHLER (10).

*Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, t. LXXVII, 1945. Communication faite à la séance du 7 mai 1944.

## PREMIÈRE PARTIE : POSITION SYSTÉMATIQUE.

### I. APPARTENANCE DES LEMNACEAE A L'ORDRE DES HELOBIAE.

#### A. Appareil végétatif.

1. Loin d'être homologues, l'appareil végétatif de *Pistia Stratiotes* L. et celui des Lemnaceae sont totalement différents. Celui de *Pistia* consiste en une tige feuillée normale, bien que réduite. *La fronde des Lemnaceae* est homologue d'un embryon monocotylé, se multipliant végétativement sans changement dans *Wolffia*, évolué dans les Lemnoideae, au cours des premières multiplications végétatives, suivant une voie différente de celle adoptée par les autres Monocotyledoneae (LA-WALRÉE, 22). La singularité de cette structure n'étaie pas positivement l'opinion défendue, puisqu'elle écarte les Lemnaceae de toutes les autres Monocotyledoneae et donc aussi des Helobiae, mais elle ruine un argument capital de l'opinion adverse.

2. Les frondes de *Spirodela polyrrhiza* (L.) SCHLEID., portent une *lamelle* dont les homologies sont restées inconnues jusqu'ici. Cette lamelle s'insère d'une part tout autour du pédicelle — portion proximale de la fronde — ; d'autre part, son pan inférieur est attaché sur la ligne médiane au pédicelle et à la partie basilaire de la portion distale de la fronde, partie qu'elle entoure à la façon d'un fourreau. Les figures de HEGELMAIER (17, tab. XIV, fig. 1-II, et tab. XV, fig. 2-7) et de LA-WALRÉE (22, fig. 5, 7, 42, 43) en représentent divers aspects. Cette lamelle dérive du dermatogène, est en grande partie biassiale, et sécrétrice. Elle est par ces caractères homologue des *squamulae intravaginales*. Ces *squamulae* caractérisent les Helobiae et sont inconnues en dehors de cet ordre (GIBSON, 15; ARBER, 2); elles sont localisées, dans les plantes adultes, à l'insertion des feuilles sur les tiges, et dans les embryons, à l'union du cotylédon et de l'hypocotyle (*Najas*, RENDLE, 27). La lamelle de *Spirodela* occupe une position semblable ; elle oblige à ranger les Lemnaceae parmi les Helobiae.

3. Les Lemnaceae sont des *hydrophytes* flottants ou submergés. Par leur *habitat*, elles ressemblent aux Helobiae, alors qu'elles rendent hétérogène l'ordre des Spathidiflorae (Spathiflorae). Excepté *Pistia*, les Araceae sont des plantes terrestres ou des épiphytes, rarement des hélophytes (*Calla*).

#### B. Appareil floral.

Une étude critique des données de la bibliographie est l'unique ressource.

1. L'ensemble de l'appareil floral des Lemnaceae est regardé comme une *inflorescence* par ENGLER (11), RENDLE (28), WARMING (32), HUTCHINSON (20), WETSTEIN (33), ENGLER et DIELS (13), et PULLE (26). Dans les Wolffioideae, l'appareil floral est situé dans une cavité dorsale de la fronde ; il se compose d'une étamine et d'un carpelle (*Wolffia arrhiza* -L.- WIMM., HEGELMAIER, 17, tab. II, fig. 16), tenus, par les auteurs cités, deux fleurs distinctes : une fleur mâle A<sub>1</sub> et une fleur

femelle  $G_1$ . Dans les Lemnoideae, il est logé dans la poche de bourgeonnement du côté mineur de la fronde, et comprend, à l'intérieur d'une enveloppe sacelliforme, deux étaminés et un carpelle (p. ex. *Lemna minor* L., CALDWELL, 5, fig. 9; *Spirodela polyrrhiza*, HEGELMAIER, 18, tab. VII, fig. 3, 10). Les auteurs cités plus haut, regardent cet appareil comme une inflorescence entourée d'une spathe, groupant deux fleurs mâles  $A_1$  et une fleur femelle  $G_1$ .

L'interprétation inflorescentielle est fondée sur l'homologie supposée de l'appareil floral des Lemnoideae et de l'inflorescence de *Pistia*. Ce fondement est inconsistant.

L'inflorescence de *Pistia* est une variante de celle des Araceae : c'est un spadice qu'entoure une spathe. L'axe du spadice est soudé à la spathe dans les deux tiers inférieurs de sa longueur. Cet axe porte : 1) environ sa base, une seule fleur femelle ; 2) à un niveau beaucoup plus élevé, où l'axe du spadice se détache de la spathe, un anneau regardé comme verticille de fleurs mâles avortées et concrètes ; 3) et, près du sommet, deux fleurs mâles monadelphes opposées, à anthères sessiles et soudées en synandrium. L'axe se prolonge un peu au-delà de ce synandrium (ENGLER, 12 fig. 63 E). Les diverses fleurs unisexuées de *Pistia* s'insèrent latéralement sur un axe inflorescentiel et la fleur femelle est située plus bas que les fleurs mâles.

Il n'y a pas d'axe à l'intérieur de l'enveloppe sacelliforme des Lemnoideae ; les deux étamines et le carpelle s'insèrent immédiatement au fond de cette enveloppe. Le carpelle est central, et non latéral comme la fleur femelle de *Pistia*. Les deux étamines sont insérées sous le carpelle, et non plus haut que lui. Carpelle et étamines sont étroitement juxtaposés et aucune enveloppe ne sépare ces organes. Il semble donc impossible de distinguer une fleur femelle et une fleur mâle. Plus encore de regarder comme deux fleurs mâles distinctes les deux étamines, car elles naissent d'un unique primordium, sont innervées par un faisceau commun (CALDWELL, 5, fig. 12-16), et sont parfois plus ou moins concrètes (*Lemna gibba* L., HEGELMAIER, 17, tab. XI, fig. 11), par suite de la tardive bifurcation de leur primordium commun.

HEGELMAIER admis d'abord (17) l'interprétation inflorescentielle ; plus tard, dans une note peu remarquée (18), il rétracta cette opinion et tint l'appareil floral de *Spirodela polyrrhiza* une unique fleur hermaphrodite. Pour CALDWELL (5) de même, l'appareil floral de *Lemna minor* est une unique fleur hermaphrodite, munie d'une enveloppe. Cette conclusion doit être étendue à toute la sous-famille des Lemnoideae.

Les partisans de l'interprétation inflorescentielle négligent les Wolffioideae dans leurs « raisonnements ». Ils admettent la phylogénie par simplification progressive : *Pistia* → Lemnoideae → Wolffioideae. Dans leur hypothèse, l'appareil floral des Wolffioideae représente une dégradation de celui des Lemnoideae, et, partant, ne nécessite aucune autre « explication ».

Il faut cependant remarquer que, dans les Wolffioideae, on ne trouve aucun homologue de la spathe ; celle-ci constitue pourtant un caractère essentiel des

Spadiciflorae (Spathiflorae). Dans les Wolffioideae, comme dans les Lemnoideae, il n'y a pas d'axe inflorescentiel et il est impossible de séparer l'étamine du carpelle et de tenir deux fleurs distinctes ces deux organes, qui sont étroitement juxtaposés et ne possèdent pas d'enveloppe propre. L'appareil floral des Wolffioideae doit donc être regardé comme une unique fleur hermaphrodite, mais celle-ci est nue, au contraire de la fleur des Lemnoideae qui possède une enveloppe.

Dans les deux sous-familles, la maturation successive des organes floraux peut être expliquée aussi bien comme états successifs d'une unique fleur hermaphrodite dichogame, que comme maturation successive de diverses fleurs.

Les fleurs des Araceae sont groupées en spadices et hermaphrodites ou plus souvent unisexuées; celles des Lemnaceae sont solitaires et hermaphrodites. Les inflorescences des deux familles ne sont pas homologues.

2. Cette interprétation de l'appareil floral en son ensemble, implique déjà la non homologie de l'enveloppe florale des Lemnoideae et de la spathe des Araceae. La première enveloppe une fleur unique, la seconde entoure une inflorescence. Ces deux organes sont d'ailleurs totalement différents.

La spathe des Araceae est foliacée, pluriassiale, parcourue par des nervures. Elle naît d'un primordium bilatéral et garde une symétrie bilatérale très marquée. Même dans *Pistia*, où les marges de la spathe sont connées dans le bas de sorte que la partie inférieure est un tube renflé (ENGLER, 12).

L'enveloppe florale des Lemnoideae est membraneuse, uniassiale ou biassiale, dépourvue de nervures. Elle naît d'un primordium circulaire et sa symétrie est radiaire. Lors de sa formation subsiste une ouverture apicale qu'agrandit le développement des organes floraux.

HEGELMAIER regarda d'abord (17) comme homologues l'enveloppe florale des Lemnoideae et la spathe des Araceae; plus tard, il abandonna cette interprétation (18).

L'enveloppe florale des Lemnoideae, très différente de la spathe des Araceae, semble homologue de l'enveloppe cupuliforme ou sacelliforme, parfois trilobée, des fleurs des Najadaceae (Zannichellieae et Najadeae). Dans les fleurs mâles de *Najas*, par exemple, cette enveloppe est membraneuse, biassiale, non innervée. Elle naît d'un primordium circulaire et sa symétrie est primitivement radiaire. Lors de sa formation subsiste une petite fente; en se développant, l'étamine déchire le tissu et agrandit ainsi cette ouverture (CAMPBELL, 6).

On a discuté la valeur de l'enveloppe des fleurs mâles de *Najas*. RENDLE (27) écrit: «L'homologie de l'enveloppe est difficile à élucider dans les termes ordinaires des organes floraux». Il en est de même de l'enveloppe florale des Lemnoideae.

3. L'étude de l'*androcée* des Lemnaceae révèle des caractères qui rattachent cette famille aux Helobiae et l'écartent des Araceae (\*).

---

(\*) Peut-être le lecteur trouvera-t-il des indications supplémentaires dans la note de GUPTA (16), qu'il est impossible de consulter en Belgique.

a. Les deux fleurs mâles monadelphes de *Pistia* ont les anthères sessiles et soudées en synandrium (ENGLER, 12). Les filets des étamines des Lemnaceae sont allongés à l'anthèse et les anthères des deux étamines des Lemnoideae sont libres entre elles. Ces caractères, qui n'assignent pas aux Lemnaceae une position définie, les écartent des Araceae-Pistioideae.

b. Dans les Araceae, dans la plupart des Phanérogames, les quatre loges d'une anthère proviennent de quatre massifs archésporiaux primitifs. Un unique massif archésporial primitif est à l'origine des quatre loges de l'anthère de *Lemna minor*; secondairement, la stérilisation de certaines plages clive cet unique massif archésporial primitif en quatre massifs archésporiaux définitifs correspondant aux quatre loges (CALDWELL, 5, fig. 14-16). L'organogenèse de l'anthère est donc, dans *Lemna*, différente de celle des Araceae; en revanche, elle ressemble à celle de *Najas*. Dans *Najas* en effet, un unique massif archésporial primitif est à l'origine de l'anthère (CAMPBELL, 6): selon qu'il y a, ou non, stérilisation de certaines plages, l'anthère des *Najas* est quadriloculaire, biloculaire ou uniloculaire. C'est peut-être de la répartition différente des plages stérilisées que résulte la différence quant au nombre de loges de l'anthère, entre Wolffioideae (anthère biloculaire) et Lemnoideae (anthère quadriloculaire).

c. Les Araceae ont un tapis pariétal, ordinairement sécréteur. Dans *Lemna minor*, il y a un periplasmadium tirant origine de cellules mères de pollen dégénérées, et il semble qu'aucun élément pariétal ne prenne part à sa formation (CALDWELL, 5, fig. 25; WULFF, 34). Un periplasmodium de cette nature est inconnu en dehors des Helobiae: outre *Lemna minor*, il a été décrit dans *Triglochin* et *Lilaea* (Potamogetonaceae), *Zannichellia* (Najadaceae), et *Butomus* (Butomaceae) (WULFF, 34).

d. Le développement des grains de pollen dans *Lemna minor* est connu par la description et les dessins de CALDWELL (5, fig. 26-39). La différenciation de l'exine (fig. 30) est antérieure à la division du noyau pollinique primaire et à l'apparition des vacuoles (fig. 31). L'antériorité de l'apparition de l'exine par rapport aux deux autres phénomènes, caractérise le type *Triglochin* de développement du pollen, type uniquement connu dans les Helobiae et dans *Ceratophyllum* (WULFF, 34). Dans les Araceae, le pollen se développe apparemment suivant le type normal.

e. Le pollen mûr des Spadiciflorae (Spathiflorae) est binucléé (SCHNARF, 30). Le pollen mûr de *Lemna minor* est trinucléé (CALDWELL, 5, fig. 39), comme dans les Helobiae, où le pollen binucléé est très rare, si rare qu'on a douté qu'il s'y rencontrât.

4. Divers caractères du gynécée plaident le rangement des Lemnaceae parmi les Helobiae.

a. Dans la plupart des Araceae au moins, le sac embryonnaire est monosporique, du type normal. On a indiqué dans cette famille les types *Allium* (disporique) et *Adoxa* (tétrasporique), mais ces indications sont très douteuses: l'indication du type *Allium* dans *Pistia* est erronée (MAHESHWARI, 23). Dans les Helobiae, le sac embryonnaire est fréquemment du type *Allium*. C'est le même type *Allium*

qu'on indique dans les Lemnaceae : dans *Lemna trisulca* L. (JÖNSSON, 21, tab. VIII, fig. 24-31 ; MAHESHWARI, 23), dans *L. minor* (CALDWELL, 5, fig. 40-46 ; ou type *Adoxa* ?), et dans *Wolffia arrhiza* (GUPTA, 16 ; MAHESHWARI, 23).

b. L'endosperme des Lemnaceae est du type hélobial (*Lemna minor*, CALDWELL, 5, fig. 56 ; SCHNARF, 30). Ce type caractérise les Helobiae dans lesquelles il est presque général, d'où son nom, mais est très rare, et peut-être ne se rencontre pas, en dehors de cet ordre. Dans les Araceae, l'endosperme est le plus souvent du type cellulaire ; c'est par erreur, au moins dans la plupart des cas, que les types nucléaire et hélobial ont été parfois signalés dans cette famille (SCHNARF, 30).

c. Le placenta des Araceae porte des poils à mucilages, dont les Lemnaceae sont dépourvues.

#### 5. Les caractères du fruit des Lemnaceae corroborent l'opinion défendue.

a. Les poils placentaires des Araceae se développent en une pulpe charnue, et le fruit des Araceae est une baie polysperme. Les fruits de Lemnaceae sont secs, à péricarpe membraneux, et indéhiscents, monospermes ou oligospermes. Ceci les rapproche des Helobiae : dans ces dernières, les fruits sont généralement secs, et déhiscents ou non.

b. Dans les Araceae, l'embryon reste très petit et est logé dans un albumen abondant qu'il n'utilise qu'à la germination : le cotylédon différencie en sucre une portion de son tissu. Dans les Helobiae, l'embryon se développe beaucoup, résorbant l'albumen qui disparaît entièrement ou presque ; il n'y a pas de sucre cotylédonaire. Dans les Lemnaceae, l'embryon est très développé à maturité et l'albumen est réduit à une assise dans *Wolffia*, à deux assises dans *Lemna*, à un petit massif dans *Spirodela* (HEGELMAIER, 17, 18). Le cotylédon ne différencie pas de sucre. VAN TIEGHEM (31, p. 1493) a noté que la réduction de l'albumen rapproche les Lemnaceae des Najadaceae.

#### C. Affinités chimiques.

Les recherches de sérodiagnostic de ANKERMANN (1) n'apportent rien pour ni contre l'opinion défendue. En effet, dans les deux tableaux relatifs à *Lemna minor*, il n'y a pas d'Helobiae. L'auteur a cependant expérimenté des Helobiae, mais n'a pas donné les résultats, à cause, dit-il, de confusions dans les contrôles.

#### D. Données paléobotaniques.

Le genre *Lemna* existe dès la base du Crétacé supérieur (DARRAH, 8 ; MORET, 25) ; une espèce de *Spirodela* est signalée au Miocène (DARRAH, 8).

Des empreintes foliaires et des rhizomes rapportés aux Potamogetonaceae (*Potamogeton* sp., *Potamogeton* sp., *Zosterites*) abondent dès le Cénomanien (base du Crétacé supérieur). Dès le Crétacé également, on signale des fossiles — de position systématique parfois incertaine — d'Alismataceae (*Alismaphyllum*, *Alismatites*, *Butomites*) et d'Hydrocharitaceae (*Ottelia americana*) (DARRAH, 8). Quant aux

Najadaceae (*Najas*, *Caulinites*, *Zannichellia*), elles ne semblent connues qu'à partir de la fin du Tertiaire (DARRAH, 8).

Les Araceae fossiles sont assez nombreuses. Cette famille n'est cependant représentée au Crétacé supérieur que par le genre *Arisaema* (DARRAH, 8) et peut-être par *Pistia Mazelii* DE SAP. et MAR. (ENGLER, 12). Au Tertiaire, elle est plus richement représentée.

Les Lemnaceae sont donc au moins aussi anciennes que les autres groupes cités, et même semblent antérieures aux Araceae.

Mais ces données, trop incomplètes et toutes provisoires, ne permettent aucune conclusion et n'ont qu'un intérêt consultatif.

## II. POSITION DES LEMNACEAE PARMI LES HELOBIAE.

L'ordre des Helobiae est un *ordre par enchaînement*. On a fréquemment remanié sa classification. Acceptons ici le système de MARKGRAF (24, et in ENGLER et DIELS, 13), admis implicitement par PULLE (26). En voici un schéma :

Ordre des Helobiae (Système de Markgraf) :

Sous-ordre I : Potamogetonineae :

Fam. 1 : Aponogetonaceae.

Fam. 2 : Potamogetonaceae.

Fam. 3 : Najadaceae :

Tribu 1 : Zannichellieae.

Tribu 2 : Cymodoceae.

Tribu 3 : Najadeae.

Sous-ordre II : Scheuchzeriineae :

Fam. 4 : Scheuchzeriaceae.

Sous-ordre III : Alismatineae :

Fam. 5 : Alismataceae.

Sous-ordre IV : Butomineae :

Fam. 6 : Butomaceae.

Fam. 7 : Hydrocharitaceae.

1. Il faut ranger les Lemnaceae dans le sous-ordre des Potamogetonineae à cause de leurs fleurs dépourvues de bractées, nues (Wolffioideae) ou haplochlamydées (Lemnoideae), leurs étamines biloculaires ou quadriloculaires, leur carpelle unique et supère, et leur fruit sec indéhiscent.

2. Dans ce sous-ordre, c'est à la famille des Najadaceae que les Lemnaceae sont le plus étroitement apparentées.

Les Lemnaceae s'écartent des Aponogetonaceae par leur appareil végétatif, leurs fleurs solitaires, réduites et à enveloppe nulle ou membranuse. Des Potamogetonaceae par leur appareil végétatif, leurs fleurs solitaires, nues ou munies d'une enveloppe, l'absence d'appendices du connectif, les ovules dressés et plus ou moins nombreux.

Les Lemnaceae se rapprochent des Najadaceae par leurs fleurs solitaires, nues ou à enveloppe simple sacciforme, les étamines solitaires ou par deux, dépourvues d'appendices du connectif et biloculaires ou quadriloculaires. C'est avec la tribu des Najadeae que leurs affinités sont les plus étroites, puisque dans cette tribu les ovules sont basilaires et dressés.

3. Le rang de *famille autonome* qui est accordé aux Lemnaceae se justifie aisément. Les Lemnaceae sont en effet distinctes des Najadaceae par leur appareil végétatif, leurs fleurs hermaphrodites, le nombre de leurs ovules, et leur embryon dépourvu de suspenseur (\*).

---

## SECONDE PARTIE : CLASSIFICATION.

### A. Appareil végétatif.

Du point de vue de l'appareil végétatif, les Lemnoideae sont secondaires par rapport aux Wolffioideae et doivent être classées à la suite de celles-ci.

1. La *fronde* des Wolffioideae est homologue d'un embryon Monocotylédoré ; l'ontogenèse des Lemnoideae montre la construction, à partir de semblable embryon, d'un appareil assimilateur singulier, la fronde des Lemnoideae adultes (LAWALRÉE, 22). La fronde des Lemnoideae est donc secondaire par rapport à celle des Wolffioideae. S'il était avéré que les Lemnaceae descendent d'ancêtres à tige feuillée, ce serait un cas d'irréversibilité dans l'évolution (au sens de CAULLERY, 7, p. 357) : une structure assimilatrice perdue, la tige feuillée, aurait été remplacée par une nouvelle structure assimilatrice non homologue, la fronde des Lemnoideae.

2. Il est logique de considérer comme primitives *l'absence de système vasculaire et l'absence de racines* dans les Wolffioideae. La valeur secondaire de ces caractères n'est qu'une pétition de principe. En effet, l'ontogenèse des Wolffioideae et leur structure adulte ne montrent aucune trace de système vasculaire ni de racines.

3. Dans les Wolffioideae, la *position de l'inflorescence* varie de médiane (*Wolffia arrhiza*) à latérale (*Wolffiella lingulata* HEGELM.). Pour passer à la position de l'inflorescence dans les Lemnoideae, il suffirait de supposer que le territoire inflorescentiel, devenu latéral par rapport au primordium du feuillet supérieur du côté mineur de la fronde, ait été enfermé dans la poche de bourgeonnement. Cette hypothèse s'accorderait avec ce qu'on connaît de l'ontogenèse des Lemnoideae. Il serait impossible d'imaginer le passage inverse, de la position de l'inflorescence dans les Lemnoideae à celle des Wolffioideae.

4. Les variations de l'appareil végétatif permettent donc de classer les divers genres comme suit :

---

(\*) Ce que HEGELMAIER (17, p. ex. tab. XI, fig. 14) et CALDWELL (5) ont désigné comme suspenseur, est l'hypocotyle. HEGELMAIER a ailleurs (18) reconnu son erreur.

Sous-famille I: WOLFFIOIDEAE: poche de bourgeonnement unique et médiane; absence de système vasculaire; absence de racines; appareil floral enfoncé dans une cavité dorsale de la fronde.

G. 1: *Wolffia* HORK.: frondes symétriques, généralement renflées; pédicelle détaché de la partie distale de la fronde adulte.

G. 2: *Wolfiella* HEGELM.: frondes asymétriques, aplatis; pédicelle non détaché de la partie distale de la fronde adulte.

Sous-famille II: LEMNOIDEAE: deux poches latérales de bourgeonnement; présence d'un système vasculaire; présence de racines adventives; appareil floral logé dans la poche de bourgeonnement du côté mineur de la fronde.

G. 3: *Lemna* L.: frondes légèrement asymétriques; poches de bourgeonnement toutes deux munies de feuillets supérieur et inférieur; pas de lamelle.

G. 4: *Spirodela* SCHLEID.: frondes très asymétriques; poche de bourgeonnement du côté majeur, dépourvue de feuillet inférieur; une lamelle.

## B. Appareil floral.

L'appareil floral des Wolffioideae est morphologiquement moins complexe que celui des Lemnoideae. La simplicité de l'appareil floral des Wolffioideae ne résulte pas d'une dégradation de celui des Lemnoideae, mais est primitive. En conséquence, il faut classer les Wolffioideae en premier lieu, les Lemnoideae en second.

1. L'absence d'enveloppe florale est totale dans les Wolffioideae. Aucun vestige n'indique que leurs ancêtres aient possédé une enveloppe florale.

2. L'androcée monandre des Wolffioideae est primitif par rapport à celui des Lemnoideae, car les deux étamines de ce dernier naissent grâce à une dichotomie d'un unique primordium (CALDWELL, 5). Si l'androcée des Lemnoideae était primitif, les deux étamines naîtraient de deux primordiums distincts.

Quant à l'état quadriloculaire de l'anthere des Lemnoideae, il dérive d'un état biloculaire — tel celui de l'anthere des Wolffioideae — par stérilisation d'une plage de tissu archésporial (CALDWELL, 5). La suite des genres s'établit donc: *Wolffia* et *Wolfiella*, à deux loges juxtaposées, conduisent par stérilisation supplémentaire d'une plage transversale, à *Lemna* où il y a deux loges superposées dans chaque demi-anthere; la rotation des demi-anthères, rotation de 90° vérifiée dans l'organogenèse (HEGELMAIER, 18), conduit à *Spirodela*, où les deux loges de chaque demi-anthere sont juxtaposées. La déhiscence est corrélativement longitudinale dans *Spirodela*, alors qu'elle est transversale dans *Lemna*.

3. Le gynécée des Wolffioideae avec un seul ovule atrope, a un caractère plus primitif que celui des Lemnoideae avec un à sept ovules atropes à anatropes.

4. Les variations de l'appareil floral conduisent donc au classement que voici:

Sous-famille I: WOLFFIOIDEAE: P<sub>0</sub>, A<sub>1</sub> à anthère biloculaire; G<sub>1</sub> à un ovule atrope.

Sous-famille II: LEMNOIDEAE: P simple sacelliforme; A<sub>2</sub> à anthères quadriloculaires; G<sub>1</sub> à 1-7 ovules atropes à anatropes.

G. *Lemna*: demi-anthères à loges superposées et à fente de déhiscence transversale.

G. *Spirodela*: demi-anthères à loges juxtaposées et à fente de déhiscence longitudinale.

### C. Données paléobotaniques.

On ne connaît pas de Wolffioideae fossiles. Dans les Lemnoideae le genre *Lemna* est apparu au Crétacé supérieur, avant *Spirodela* qui n'est connu que depuis le Miocène (DARRAH, 8). Ces renseignements à titre consultatif.

### RÉSUMÉ.

A. Il faut rejeter l'opinion actuellement triomphante (\*) qui rapproche les Lemnaceae des Araceae, et adopter celle de notre compatriote DUMORTIER (9), qui, en 1829, tenait les Lemnaceae une famille apparentée à celle des Najadaceae.

I. Les Lemnaceae n'appartiennent pas à l'ordre des Spadiciflorae (Spathiflorae), mais à celui des Helobiae.

1. La structure singulière de l'appareil végétatif des Lemnaceae s'oppose à leur rapprochement des Araceae. Les squamulae intravaginales de *Spirodela*, et l'habitat aquatique des Lemnaceae, indiquent que ce sont des Helobiae.

2. Les fleurs des Lemnaceae sont solitaires, hermaphrodites, nues (Wolffioideae) ou munies d'une enveloppe saccelliforme (Lemnoideae) semblable à celle des fleurs mâles de *Najas*; les anthères sont stipitées, libres; les loges polliniques proviennent d'un unique massif archésporial; le periplasmodium est formé de cellules mères de pollen dégénérées; le pollen se développe suivant le mode *Triglochin* et est tri-nucléé à maturité; le sac embryonnaire est disporique (type *Allium*); l'endosperme est hélobial; le fruit est sec; l'albumen est peu abondant et l'embryon est bien développé. Ces caractères indiquent qu'il faut éloigner les Lemnaceae des Araceae et les ranger parmi les Helobiae.

3. Les données de sérodiagnostic et de paléobotanique n'informent pas l'opinion défendue.

II. Il faut ranger les Lemnaceae dans le sous-ordre des Potamogetonir.eae, près des Najadaceae; malgré leurs affinités avec cette famille, les Lemnaceae doivent en être séparées avec rang de famille autonome.

(\*) L'influence dogmatique est parfois évidente. Par exemple, HUTCHINSON (20) propose une clef des familles de Monocotyledoneae, dans laquelle les Lemnaceae figurent deux fois : parmi les Helobiae à côté des Najadaceae, et à la suite des Araceae. A s'en tenir aux caractères de cette clef, la seconde solution est impossible : c'est elle qu'adopte l'auteur.

B. Il faut classer les Wolffioideae avant les Lemnoideae. Les premières sont en effet plus primitives dans leur appareil végétatif et dans leur appareil floral.

Du point de vue de l'appareil végétatif, la structure de la fronde, l'absence de système vasculaire et de racines, la position dorsale de l'inflorescence, sont primitives dans les Wolffioideae par rapport aux Lemnoideae.

Du point de vue de l'appareil floral, l'absence d'enveloppe, l'androcée monandre et à anthère biloculaire, le gynécée à unique ovule atrope, confirment cette primitive des Wolffioideae.

---

### LISTE DES OUVRAGES CITÉS

---

1. ANKERMANN, F. — Die Phylogenie der Monokotylen ; Bot. Archiv, **XIX**, p. 1-78, 1927.
2. ARBER, A. — On the « Squamulae intravaginales » of the Helobiae ; Ann. of Bot. **XXXVII**, p. 31-41, 5 fig., 1923.
3. BEILLE, L. — Précis de botanique pharmaceutique, éd. 2, II, 1, p. 193-194, Paris, 1935.
4. BRAUN, A. — Uebersicht des natürlichen Systems, in : ASCHERSON, P. : Flora der Provinz Brandenburg, I, p. 22-67, Berlin, 1864.
5. CALDWELL, O. W. — On the life history of *Lemna minor* ; Bot. Gaz., **XXVII**, p. 37-66, 59 fig., 1899.
6. CAMPBELL, D. H. — A morphological study of *Najas* and *Zannichellia* ; Proc. Calif. Ac. Sc., Ser. 3, Bot., I, p. 1-61, 5 tab., 1897.
7. CAULLERY, M. — Le problème de l'évolution, 448 p., 88 fig., Paris, 1931.
8. DARRAH, W. C. — Textbook of paleobotany, 441 p., 180 fig., New-York, London, 1939.
9. DUMORTIER, B. C. — Analyse des familles des plantes, p. 61, Tournai, 1829.
10. EICHLER, A. W. — Blüthendiagramme, I, p. 73-80, fig. 29-32, Leipzig, 1875.
11. ENGLER, A. — Lemnaceae ; Die natürl. Pflanzenfam., II, 3, p. 154-164, fig. 101-109, Leipzig, 1889.
12. ENGLER, A. — Araceae-Pistioideae ; Das Pflanzenreich, IV, 23F, p. 250-262, fig. 63-64, Leipzig, 1920.
13. ENGLER, A. et DIELS, L. — Syllabus der Pflanzenfamilien, II. Aufl., p. 132-137, fig. 141-144, Berlin, 1936.
14. FRITSCH, K. — Die systematische Gruppierung der Monokotylen ; Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., La, p. 162-184, 1932.
15. GIBSON, R. J. H. — The axillary scales of aquatic Monocotyledons ; Journ. Lin. Soc. London, **XXXVII**, p. 228-237, tab. V-VI, 1905.

16. GUPTA, B. L. — Studies in the development of the pollen grain and embryo sac of *Wolffia arrhiza*; Cur. Sc., IV, p. 104-105, 1935.
17. HEGELMAIER, F. — Die Lemnaceen, eine monographische Untersuchung, 169 p., 16 tab., Leipzig, 1868.
18. HEGELMAIER, F. — Ueber die Fructifikationsthile von *Spirodela*; Bot. Zeit., XXIX, p. 621-629 et 645-666, tab. VII, 1871.
19. HEGELMAIER, F. — Systematische Übersicht der Lemnaceen; Engl. bot. Jahrb., XXI, p. 268-305, 1895.
20. HUTCHINSON, J. — The families of flowering plants, II, Monocotyledons, p. 124, London, 1934.
21. JÖNSSON, B. — Om embryosäckens Utveckling hos Angiospermerna; Lunds Univ. Arsskr., XVI, 5, 86 p., 8 tab., 1880.
22. LAWALRÉE, A. — La multiplication végétative des Lemnacées, en particulier chez *Wolffia arrhiza*; La Cellule, XLIX, p. 335-382, 23 fig., 8 tab., 1943.
23. MAHESHWARI, P. — A critical review of the types of embryo sacs in Angiosperms; New Phytol., XXXVI, p. 359-417, 17 fig., 1937.
24. MARKGRAF, F. — Blütenbau und Verwandschaft bei den einfachsten Helobiae; Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., LIV, p. 191-229, 8 tab., 1936.
25. MORET, L. — Manuel de paléontologie végétale, 216 p., 78 fig., Paris, 1943.
26. PULLE, A. A. — Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten, p. 168, Utrecht, 1938.
27. RENDLE, A. B. — A systematic revision of the genus *Najas*; Trans. Lin. Soc. London, Bot., V, p. 379-436, tab. XXXIX-XLII, 1899.
28. RENDLE, A. B. — The classification of flowering plants, I, p. 267-270, fig. 130, Cambridge, 1904.
29. RICHARD, A. — Observations sur le genre *Lemna*; Arch. de Bot. de Guillemin, I, p. 210-212, 1833.
30. SCHNARF, K. — Vergleichende Embryologie der Angiospermen, 354 p., 75 fig., Berlin, 1931.
31. VAN TIEGHEM, P. — Traité de Botanique, éd. 2, 2 vol., 1855 p., 1213 fig., Paris, 1891.
32. WARMING, E. — Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl., p. 259, fig. 346, Berlin, 1929.
33. WETTSTEIN, R. — Handbuch der systematischen Botanik, 4. Aufl., p. 1059-1060, fig. 705, Leipzig, 1935.
34. WULFF, H. D. — Die Entwicklung der Pollenkörner von *Triglochin palustris* L. und die verschiedenen Typen der Pollenkornentwicklung der Angiospermen; Jahrb. wiss. Bot., LXXXVIII, p. 141-168, 16 fig. 1939.

## SÉANCE DU 29 OCTOBRE 1944

Présidence de M. M. HOMÈS, président.

La séance est ouverte à 14 h. 45.

Sont présents : M. Ansiaux, M<sup>me</sup> Balle, M. Boutique, le rév. Abbé Callens, MM. Conard, Castagne, Darimont, Delvosalle, De Wildeman, Duvigneaud, le Révér. Frère Ferdinand, M. Fröchel, M<sup>me</sup> Gremling, MM. Heinemann, Kufferath, Lathouwers, Lebrun, M<sup>me</sup> Lejour, MM. Léonard, Louis, M. et M<sup>me</sup> Marlier, MM. Maréchal, Matagne, Robijns, Sijmoens, Taton, Toussaint, Van Aerdschot, Vanden Berghe, Van Hoeter, M<sup>me</sup> Van Schoor, M. Wiame et le secrétaire.

Se sont faits excuser : MM. Van Meel, et Wouters.

M. le président prononce l'allocution suivante :

Je suis heureux d'ouvrir aujourd'hui la première séance que tient notre Société depuis la libération de la Belgique et de trouver cette occasion de plus d'exprimer la joie que nous ressentons à nous retrouver dans une atmosphère où aucune contrainte ne vient limiter la liberté de nos discussions.

Mais si nous avons, dans l'ensemble, la chance d'avoir traversé la tourmente et de goûter cette joie d'être libre, de la goûter à la mesure de ce que la privation nous en a pesé, il convient que nous consacrons une pensée à ceux d'entre nous pour qui l'épreuve fut plus lourde.

Je vous rappellerai tout d'abord la mémoire, célébrée voici quatre ans déjà, de deux de nos confrères tombés pendant la campagne de 1940 : Léon Delarge et Raoul Mosseray et je vous invite à consacrer à leur souvenir quelques instants de recueillement.

Je citerai ensuite les noms — ceux dont j'ai eu connaissance — de nos confrères qui subirent pendant l'occupation l'emprisonnement à des titres divers et avec des rigueurs diverses, aussi : MM. L. Hauman, P. van Oye et P. Prévot qui nous ont heureusement été rendus.

Enfin je suis heureux, en saluant la présence de notre confrère Fröschel, de le féliciter d'avoir traversé sain et sauf la période où la menace d'un sort affreux ne l'a jamais quitté.

Il me reste maintenant à vous faire part d'une décision du Conseil d'Administration. Il nous a paru que la Société de Botanique ne pouvait pas purement et simplement négliger la question de savoir si des membres dont le comportement pendant l'occupation aurait été critiquable devraient ou non être maintenus dans la Société.

Il importe avant tout de ne pas perdre de vue que le but de notre activité est pure-

ment scientifique et que les opinions de nos membres n'ont pas à faire ici l'objet de discussions, et que nous ne sommes en fait aucunement constitués pour porter des jugements. Si des décisions doivent être prises et en particulier si des exclusions doivent être prononcées, elles ne peuvent l'être que conformément à nos statuts.

Le Conseil examinera dans ce sens tout cas qui lui serait soumis et procédera, sur le membre envisagé, à l'enquête nécessaire à informer l'Assemblée générale qui seule a pouvoir, selon les statuts, de prendre ces décisions. Les membres qui estiment devoir présenter des noms en vue de ces enquêtes ou faire connaître des éléments d'information à ce sujet, doivent les communiquer au Conseil. Il a été décidé, en vue uniquement de ne pas troubler la sérénité de nos réunions, que les membres qui feraient l'objet des enquêtes seraient suspendus jusqu'à l'assemblée générale, sans que cette mesure ne constitue en rien un jugement préalable ou un blâme quelconque.

Cette communication faite, nous passerons à l'ordre du jour.

L'Assemblée entend les communications suivantes :

MM. M. Homès et J. Ansiaux. — Hydratation et déficit d'eau dans les tissus végétaux (voir le bulletin p. 41).

M<sup>me</sup> M. Marlier. Epiderme des feuilles de Lauracées. Le travail présenté montre les différences anatomiques existant entre les épidermes foliaires des Lauracées et particulièrement du genre *Cinnamomum* L. Une pareille étude rend plus aisée la détermination d'espèces fossiles. En effet, il arrive souvent de retrouver dans les empreintes de feuilles appartenant à des espèces disparues des fragments d'épidermes dont la structure est encore intacte. Ces épidermes sont en tous points comparables aux épidermes actuels.

La séance est levée à 17 h.

# SUR L'EXPRESSION DES VARIATIONS HYDRIQUES CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

**Marcel HOMÈS**

Professeur à l'Université de Bruxelles.

ET

**Jacques-R. ANSIAUX**

Lic. Sc.; Ing. agr. A. I. Gx.

## GÉNÉRALITÉS.

L'importance de l'eau dans la vie des plantes est, de toute évidence, considérable. En tant que constituant/dominant de la matière vivante proprement dite ainsi que de l'ensemble des produits végétaux, elle revêt déjà un grand intérêt d'ordre analytique. La teneur en eau des diverses parties d'une plante constitue un élément indispensable à la description complète des végétaux et de leur composition. À ce titre déjà, exprimer la teneur en eau d'une façon qui ne prête pas à équivoque est chose nécessaire.

Quand on envisage la vie même des plantes, l'accomplissement de leurs fonctions, en un mot, leur physiologie, cet intérêt ne fait que s'accroître. L'on peut dire qu'il n'est pas de fonction qui ne dépende de la richesse en eau des tissus. On sait notamment que *l'intensité du métabolisme respiratoire* (BOUILLENNE et DEMARET, 1933) — qui est lui-même l'expression ou la mesure de l'intensité de l'ensemble des fonctions vitales — est en relation avec le degré d'hydratation des tissus. Or, si, par exemple, l'on veut comparer dans des espèces différentes, la valeur du métabolisme respiratoire à un degré semblable d'hydratation, il importe évidemment que celui-ci soit exprimé de préférence de façon identique et au moins de façon non équivoque. Si les modes d'expression diffèrent entre eux, il est indispensable que la convention de base soit énoncée et que le calcul permette de passer d'un mode d'expression à l'autre. Il en est de même pour la perméabilité (HOMÈS, 1943).

Enfin, ainsi même qu'il ressort de l'exemple qui vient d'être donné, la teneur en eau des plantes est soumise à des variations. Ces variations mêmes constituent un important sujet d'études, car il est intéressant d'en suivre les modalités en rapport avec les variations des divers facteurs qui agissent sur les plantes et créent

le milieu dans lequel elles vivent. En d'autres termes, l'étude du bilan d'eau présente un grand intérêt, non seulement en Physiologie proprement dite, mais encore en Écologie, qui, elle, envisage les facteurs du milieu et leur influence sur la vie des plantes. De ce point de vue, l'étude du bilan d'eau constitue un problème très important.

Il y a donc lieu de voir, si parmi les modes d'expression de la teneur en eau des plantes, il est indifférent de choisir l'un ou l'autre lorsqu'on désire faire apparaître l'importance des échanges d'eau entre la plante et le milieu, ou tout autre phénomène essentiellement caractérisé par des entrées ou sorties de masses d'eau.

Dans une note antérieure, l'un de nous (HOMÈS, 1942) a déjà abordé l'étude des divers modes d'expression des relations de la plante avec l'eau et a notamment défini une grandeur qu'il a appelé l'**HYDRATABILITÉ**. Dans l'étude que nous faisons ici, il est indispensable que nous reprenions cette grandeur afin de la comparer à d'autres utilisées en Écologie et de mieux dégager la signification de chacune d'elles.

\* \* \*

#### A. — LA DONNÉE STATIQUE : *la teneur en eau des tissus.*

La première distinction à faire dans l'analyse des tissus végétaux, la plus simple aussi, est celle entre *eau* et *matière sèche*. Comme toute donnée analytique, elle a une valeur limitée : elle ne nous renseigne pas sur l'état que présentait l'eau dans la plante vivante (eau vacuolaire, eau protoplasmique, eau d'imbibition des parois), pas plus qu'elle ne distingue dans la matière sèche celle qui faisait partie de la substance vivante proprement dite (pour autant que cette distinction soit légitime) de celle qui se trouvait sous forme de matière inerte (par exemple les membranes cellulaires). Mais cette imprécision est commune à toutes les données analytiques et pour ne citer qu'un exemple, rappelons que la quantité de  $P_2O_5$ , décelée dans les cendres de la plante est exprimée globalement qu'elle provienne de phosphates, de nucléo-protéides ou de toute autre combinaison. Bref, telle qu'elle est généralement conçue, la notion de la teneur en eau reste utile.

Cette distinction en *matière sèche* et *eau* doit sa prééminence d'une part au fait que l'eau représente de loin le constituant le plus important en masse dans la composition chimique des plantes, et d'autre part à la simplicité de sa détermination. Celle-ci peut se faire par la classique dessiccation accompagnée de pesée ou par la méthode moins pratiquée (mais remarquable pour les faibles teneurs en eau) de la distillation dans le toluène (BIDWELL et STERLING, 1924 ; GORTNER et HOFFMAN, 1922). Lorsqu'il s'agit de jus végétaux, il existe encore la méthode au réfractomètre (JANSSEN, 1929).

#### EXPRESSION QUANTITATIVE DE LA TENEUR EN EAU.

Deux modes d'expression se partagent la faveur des physiologistes.

a) *l'Hydratation rapportée au poids frais.*

La teneur en eau ou degré d'hydratation est exprimée, dans ce système, en fraction du poids total (*entire, wet-or greenweight ; Frischgewicht*). Si le poids frais d'un fragment de tissus est représenté par  $f$ , son poids sec par  $s$  et le poids d'eau qu'il contenait par  $w$ , nous avons  $f = s + w$  et l'hydratation

$$h = \frac{w}{f} = \frac{w}{w+s} = \frac{f-s}{f}$$

Le plus couramment  $h$  n'est pas exprimée en fraction décimale mais bien en %. Dans ce cas les rapports ci-dessus sont à multiplier par 100.

EXEMPLE I : Un tissu végétal pèse, frais, 84,5 grammes.

Séché, il pèse 9,35 gr.

Son hydratation est de  $\frac{84,50 - 9,35}{84,50} = 0,889$  ou 88,9 %.

La justification de l'expression en % tient à ce que toutes les données analytiques sont ordinairement exprimées en « composition centésimale ». Le total de toutes les teneurs partielles doit y faire 100.

b) *l'Hydratation rapportée au poids sec.*

La teneur en eau est exprimée dans ce système en fonction du poids sec (*dry-weight ; Trockengewicht*) et, encore une fois ordinairement en pourcentage.

$$h = \frac{w}{s} = \frac{f-s}{s}$$

EXEMPLE I. Le tissu précité aurait l'hydratation de

$$\frac{84,50 - 9,35}{9,35} = 8,03 \text{ ou } 803 \text{ %}.$$

c) *Comparaison des deux systèmes.*

Chacun des deux systèmes rencontre des partisans. Disons immédiatement qu'en principe les systèmes sont équivalents puisqu'ils s'appuient sur les mêmes données expérimentales, mais qu'il importe, étant donné les très grandes différences numériques auxquelles leur application conduit, de spécifier clairement le mode de référence adopté.

D'autre part, il existe des arguments en faveur de chacun d'eux et certains de ces arguments ont déjà été développés dans la note citée plus haut (HOMÈS, 1942). En premier lieu, le système de référence au poids frais présente le grand avantage d'être conforme au système adopté pour exprimer les résultats analytiques : la partie étudiée est exprimée en fonction du tout, alors que dans le mode de référence au poids sec, la partie est exprimée en fonction des autres constituants du tout. En d'autres termes le mode de référence au poids frais est le meilleur moyen —

disons même le seul — d'exprimer clairement un *contenu*, une teneur. Si l'on veut réellement exprimer une teneur en eau, il nous paraît qu'il n'y a pas à hésiter sur le choix à faire : il faut l'exprimer en fonction du poids frais.

Les partisans du mode de référence au poids sec trouvent à ce système l'avantage de représenter la quantité d'eau réellement retenue par la partie fondamentale de la plante. Cet avantage nous paraît beaucoup plus apparent que réel. En effet, il suppose en premier lieu que la matière sèche est plus fondamentale que l'eau dans la constitution de la plante, et cela est fort conventionnel. Si l'on entend par là que la matière sèche est plus constante, l'eau pouvant subir de rapides variations, cela encore n'est vrai qu'à la condition de se limiter dans le temps et, dans l'ignorance où nous sommes des échanges qui ont lieu réellement, cette hypothèse est en réalité plus dangereuse qu'utile. En outre, ceci nous amène déjà à la question des variations d'eau envisagées en elles mêmes et cette question fait l'objet d'un paragraphe ultérieur. Enfin, l'argument considéré ne pourrait être valable que si les chiffres exprimés par référence au poids sec parlaient assez à l'esprit. Or, un des arguments les meilleurs en faveur du mode de référence au poids frais est précisément qu'il est plus parlant à l'esprit et cela tient à ce qu'il exprime une partie du tout. En effet, dire qu'un tissu contient 93 % d'eau permet à chacun de se représenter mentalement l'importance relative des constituants par rapport à l'ensemble du tissu envisagé avec beaucoup plus de facilité que si l'on dit que le même tissu présente une hydratation de 1329 %, ce qui est pourtant l'équivalent du premier chiffre, mais rapporté au poids sec. Ajoutons que la valeur de l'hydratation rapportée au poids frais varie de 0 à 100, alors que rapportée au poids sec elle varie de 0 à  $\infty$ .

En résumé, pour autant que la donnée soit fournie dans un but analytique ou pour caractériser un état dans lequel un autre phénomène (par exemple la respiration) est étudié, il est sans aucun doute préférable d'utiliser le mode de référence au poids frais. Même si divers états d'hydratation sont comparés entre eux dans une même étude, il est préférable de s'en tenir à ce mode d'expression, pour autant que l'on n'étudie pas le mouvement de l'eau en soi, ce qui nous ramènerait au paragraphe B.

#### d) *Equivalence des deux modes d'expression.*

Ainsi que nous l'avons dit, il ne serait pas dangereux d'utiliser le mode d'expression que nous ne prônons pas ici — c'est au reste là question d'opinion — pour autant que l'on ait soin de préciser clairement la base choisie. Il est en effet toujours possible de passer de l'un des systèmes à l'autre, comme le montrent les deux formules suivantes et le tableau qui en effectue le calcul pour toutes les valeurs de 1 à 100 de l'hydratation rapportée au poids frais (v. p. 54).

Formules d'équivalence :

$h_{(f)}$  = hydratation rapportée au poids frais

$h_{(s)}$  = hydratation rapportée au poids sec.

$$h_{(s)} = \frac{100h_{(f)}}{100 - h_{(f)}}; \quad h_{(f)} = \frac{100 + h_{(s)}}{100h_{(s)}}$$

B. LA TENEUR EN EAU ENVISAGÉE DU POINT DE VUE DYNAMIQUE.

(water-economy or water-balance; Wasserhaushalt.)

Il est toute une série de cas où il est intéressant de caractériser l'état d'une plante par un nombre qui exprime immédiatement la valeur de son bilan hydrique. Cela se fera au mieux, en comparant l'état de la plante à un autre pris comme référence et celui-là sera en général l'état de saturation. En fait cela revient à comparer entre eux, deux états d'hydratation dont l'un est pris comme référence.

Est-il ici indifférent d'employer l'un ou l'autre mode d'expression de l'hydratation, et dans la négative, lequel faut-il choisir ?

Envisageons en premier lieu les formules théoriques.

Soit  $h_{(f)0}$  l'hydratation à saturation rapportée au poids *frais* et

$h_{(s)0}$  l'hydratation à saturation rapportée au poids *sec*

Dans le premier système une variation relative d'hydratation s'exprimera par :

$$\frac{\frac{w_0}{f_0} - \frac{w_1}{f_1}}{\frac{w_0}{f_0}} \quad \text{ou encore :} \quad \frac{h_{(f)0} - h_{(f)1}}{h_{(f)0}}$$

Dans le second, cette variation sera :

$$\frac{\frac{w_0}{s} - \frac{w_1}{s}}{\frac{w_0}{s}} \quad \text{ou encore :} \quad \frac{h_{(s)0} - h_{(s)1}}{h_{(s)0}}$$

Or il existe toujours entre  $w_0$  et  $w_1$ , un rapport qui est précisément le nombre que l'on désire connaître. Admettons que  $w_1 = nw_0$ . Ce qui exprime le niveau du bilan d'eau, c'est le nombre ( $i - n$ ). Un exemple illustrera d'ailleurs ce point.

Or les deux formules précédentes deviennent après réduction

$$[1] \quad \text{Variation } h_{(f)} = k \frac{i}{f_1} (i - n) \text{ et } [2] \quad \text{Variation } h_{(s)} = k'(i - n),$$

Car  $w_0$ ,  $f_0$  et  $s$  sont des constantes pour un même fragment de tissu ou organe végétal, alors que  $f_1$  dépend de son état actuel (c.-à.-d. celui qui est réalisé après la perte d'eau).

On constatera donc que la formule [2] donne une valeur proportionnelle à la variation de masse d'eau intéressante à connaître, et cela quelle que soit l'hydratation effectivement atteinte, alors que la formule [1] donne une valeur qui dépend de ce niveau d'hydratation.

La chose est encore plus apparente si l'on compare entre eux deux états réels différents de la saturation, ce qui est ordinairement le cas, soit les états 1 et 2 caractérisés par les niveaux d'hydratation

$$w_1 = n_1 w_0 \quad \text{et} \quad w_2 = n_2 w_0 \quad \text{avec} \quad n_2 = k n_1$$

Le nombre que l'on désire connaître, parce qu'il exprime l'importance de la perte

ou du gain d'eau par rapport à la quantité d'eau que contenait la plante l'expérience est  $n_1(k - 1)$  puisque

$$w_2 - w_1 = w_0(n_2 - n_1) = w_0n_1(k - 1).$$

Or, la différence entre les états (1) et (2) s'exprime dans les deux systèmes les formules qui sont finalement :

par référence au poids frais :

$$\text{Variation d'hydratation} = \frac{w_0s}{f_0f_1f_2} [sn_1(k - 1) + w_1\left(\frac{n_2 - n_1}{n_1}\right)]$$

par référence au poids sec :

$$\text{Variation d'hydratation} = \frac{w_0}{s} n_1(k - 1) = k'n_1(k - 1)$$

On voit que la formule (4) donne encore une fois un nombre immédiatement proportionnel à la variation étudiée, indépendant du niveau d'hydratation de départ alors que la formule (3) ne donne une valeur proportionnelle à la variation étudiée que pour autant que le niveau initial d'hydratation soit connu, et par là les nombres  $w_1$  et  $f_1$ . Une même variation relative (par exemple 10% du contenu initial en eau) se traduira par des nombres différents lorsqu'on utilise la référence au poids frais.

Illustrons ces faits par des exemples concrets.

Exemple 1. Soit un organe végétal pesant 84,50 gr. frais et 9,35 gr. sec. Supposons, que dans cet état il contienne 90% de l'eau qu'il contiendrait à la saturation. Imaginons qu'il perde 20% de l'eau qu'il contenait dans l'état initial, soit 0,20 (84,50 - 9,35).

L'hydratation initiale de cet organe serait :

ou

$$h_{(f)} = 88,9\%$$

Son hydratation finale serait :

$$\begin{aligned} h_{(f)} &= 86,5\% \\ h_{(s)} &= 64\% \end{aligned}$$

Au contraire à la saturation, les hydratations (maximales) auraient été :

$$\begin{aligned} h_{(f)} &= 89,9\% \\ h_{(s)} &= 892\% \end{aligned}$$

Différence d'hydratation entre l'état 1 et la saturation,  
selon la formule (1) 11,1%  
» (2) 10 %.

Différence d'hydratation entre l'état 1 et l'état 2,  
selon la formule (3) 27%  
» » (4) 20%

Il est clair que dans les deux cas, la formule (2) ou (4) donne une valeur qui exprime directement l'importance de la perte d'eau par rapport à la quantité présente avant l'expérience, alors que les formules (1) et (3) donnent les valeurs qui n'y sont pas proportionnelles.

La conclusion est formelle : lorsqu'on désire exprimer par un nombre une variation de la quantité d'eau présente dans un tissu en pourcentage de la quantité présente à la saturation, on doit utiliser une formule où les hydratations sont rapportées au poids sec. C'est là un problème fréquemment posé en Écologie. Nous sommes ainsi conduit à examiner les grandeurs utilisées dans cette science pour exprimer les variations hydriques qui présentent de l'intérêt.

#### DÉFICIT D'EAU ET HYDRATABILITÉ.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, il est intéressant tant pour le physiologiste que pour l'écogiste, d'étudier le gain ou la perte d'eau des tissus, c'est-à-dire les modifications de la quantité d'eau présente.

Lorsque la modification en question porte sur une période assez longue pour que la quantité de matière sèche de l'organe ait aussi pu varier par suite de synthèse, de respiration ou de déplacement, de simples pesées de poids frais ne traduisent pas uniquement par leur différence, l'entrée ou la sortie d'eau. Pour savoir avec certitude à quoi s'en tenir, il faut déterminer le poids sec avant et après l'expérience. Comme cela ne peut se faire sans tuer l'organe étudié, on se trouve dans la nécessité d'opérer statistiquement, en utilisant par exemple 1.000 feuilles et en calculant des valeurs moyennes.

Cette méthode, en apparence intéressante, est sujette à des critiques. En effet l'opération statistique doit avoir comme objet la suppression des différences individuelles et elle n'atteint ce but que si d'autres différences ne s'ajoutent à celles-là. Il est très difficile de trouver un grand nombre de feuilles qui soient d'âge égal de situation équivalente sur la tige ou soumises à même exposition.

L'avantage de cette méthode est donc faible devant ses inconvénients lorsque la période envisagée n'est pas considérable. Il vaut mieux alors s'en tenir à la supposition que le poids sec ne varie pas et déterminer celui-ci en fin d'expérience sur chaque organe ayant donné tout d'abord les mesures établissant la variation des poids frais. Sur une longue période — un cycle saisonnier par exemple — une telle supposition ne serait pas légitime comme le montre le tableau suivant tiré d'un travail de SAMPSON et SAMISH (1935) qui permet de comparer les valeurs effectivement présentes. On remarquera que ces valeurs ne varient pas de façon parallèle, que les moyennes soient calculées par organe ou par unité de surface.

Dans l'étude de variations portant sur des périodes brèves, où le poids sec peut être considéré comme constant, on se contentera donc de suivre les variations d'hydratation et nous avons vu qu'il convient de les exprimer en fonction du poids sec (déterminé en fin d'expérience).

TABLEAU I

VARIATIONS DE L'EAU ET DU POIDS SEC DANS LA FEUILLE DE *Quercus gambelii*.  
(calculées sur 1000 feuilles).

DATES	21.6	3.7	6.8	8.9	24.10
Surface moyenne par feuille en inch <sup>2</sup> .	1,09	2,84	3,43	3,92	4,52
poids sec moyen par feuille en mg	69,4	166,0	207,5	235,0	205,0
poids d'eau moyen par feuille en mg	151,8	313,3	204,5	235,0	207,0
poids frais moyen par feuille en mg	221,2	479,3	412,0	470,0	412,0
hydratation en % poids frais	68,7	65,1	49,6	50,4	50,8
hydratation en % poids sec	219,5	186,5	98,4	101,6	103,3
poids sec en g par 1000 inch <sup>2</sup>	64,3	58,4	60,4	59,4	45,4
» d'eau en g par 1000 inch <sup>2</sup>	139,3	110,3	59,95	59,95	45,8
» frais en g par 1000 inch <sup>2</sup>	203,6	168,7	120,4	119,4	89,9

Extrait de Sampson et Samish, 1935.

Or STOCKER (1929) a introduit en Écologie la notion de *déficit d'eau* (*Wasserdefizit*) qu'il définit par le rapport.

$$\text{Wasserdefizit} = \frac{\text{Wassersättigung} - \text{Wassergehalt}}{\text{Wassersättigung}}.$$

soit littéralement

$$\text{Déficit d'eau} = \frac{\text{Saturation d'eau} - \text{Teneur en eau}}{\text{Saturation d'eau}}.$$

STOCKER ne dit explicitement nulle part comment il exprime ces deux valeurs : saturation d'eau et teneur en eau. Cela est d'autant plus regrettable qu'il s'agit ici de la définition d'un concept nouveau. Certes — et le paragraphe C le montrera à suffisance — la littérature écologique abonde de confusions dues à cette même imprécision, mais que dans la définition même d'une notion, le mode d'expression ne soit pas nettement formulé, voilà qui est d'autant plus grave que suivant que ces valeurs sont exprimées en fonction du poids frais ou du poids sec, les nombres obtenus sont tout différents et varient de façon non parallèle, comme nous venons de le montrer (p. 47) (erreur de SCHANDERL en raison de cette imprécision ; voir p. 48).

L'emploi de l'expression « *contenu d'eau* » (*Wassergehalt*) ferait croire à priori qu'il s'agit de l'hydratation en fonction du poids frais, puisque c'est la seule (p. 43) qui exprime la partie d'un tout, ce que le terme « *contenu* » semble impliquer. Cela serait regrettable puisque nous venons de voir (p. 47) que seule l'expression rapportée au poids sec (formule 2 ou 4) traduit les variations de la quantité d'eau présente. Heureusement c'est dans le choix des termes que STOCKER a fait preuve d'imprécision et l'examen de ses données numériques, dont certaines calculées d'après les

résultats d'autres auteurs (LIVINGSTON et BROWN, notamment) montre qu'il a utilisé la référence au poids sec.

En fait sa définition, exprimée par les symboles que nous avons utilisés jusqu'ici devient :

$$\text{Déficit d'eau} = \frac{h_{(s)0} - h_{(s)1}}{h_{(s)0}}$$

On remarquera que cette définition, une fois précisée, se ramène à la formule [2] et peut aisément s'étendre par conséquent, comme nous l'avons fait à la formule [4].

Par voie de conséquence, nous pouvons dire que la notion de déficit d'eau introduite par STOCKER, à condition de la préciser, est bien celle qui intéresse l'écogiste lorsqu'il désire exprimer l'importance relative des échanges qui affectent des organes végétaux.

La notion d'*Hydratabilité*, définie par l'un de nous, avait la valeur suivante :

$$\text{Hydratabilité} = \frac{\text{Hydratation maximale} - \text{Hydratation actuelle}}{\text{Hydratation maximale}}$$

et comme (loc. cit. p. 179) il avait été clairement spécifié que seule la référence au poids frais était utilisée, il vient

$$\text{Hydratabilité} = \frac{h_{(f)0} - h_{(f)1}}{h_{(f)0}}$$

ce qui conduit à nos formules [1] et [3].

Il est donc clair que l'hydratabilité ne nous renseigne pas sur l'importance de la différence des quantités d'eau présentes à l'état actuel et à la saturation.

Cette donnée est-elle de ce fait sans intérêt ? Non, car on peut montrer qu'elle exprime une autre propriété, d'intérêt différent, mais certainement égal à celui d'une variation quantitative.

La valeur de l'hydratabilité exprime au moins d'une manière approchée la force avec laquelle l'organe tend à prendre l'eau pour rejoindre l'état de saturation. C'est donc une donnée dynamique du plus grand intérêt, également en Écologie, car il serait utile de savoir si dans une même station toutes les plantes tendent à prendre l'eau au milieu extérieur avec une force égale. Il est à présumer que celles qui développeraient la plus grande force résisteraient le mieux à la sécheresse du milieu.

Une telle notion est naturellement familière à l'écogiste qui mesure en général cette force par la pression osmotique calculée à l'aide de la méthode cryoscopique. Outre que cette mesure est dans bien des cas plus compliquée qu'une mesure d'hydratation, elle comporte une erreur de base qui n'est pas sans importance et qui ne peut s'éviter que par une mesure supplémentaire de pression osmotique.

En effet lorsqu'un tissu est saturé d'eau, il présente encore une pression osmotique qui ne se traduit pas par un appel d'eau parce qu'elle est compensée par la tension élastique présentée par les membranes cellulaires dans cet état de turgescence

maximale. Pour exprimer en pression osmotique la force avec laquelle un tissu végétal tend à prendre de l'eau, il faut déduire de la pression osmotique qu'il présente réellement celle qu'il présenterait s'il était gonflé au maximum (ceci nous rapproche du concept de force de succion d'URSPRUNG). L'expérimentateur se trouverait donc dans la nécessité de déterminer la pression osmotique vraie du tissu, puis, après en avoir immergé un fragment semblable dans l'eau jusqu'à saturation, de procéder à une nouvelle mesure. Il serait obligé de supposer les deux fragments suffisamment semblables entre eux. Cette supposition est superflue dans la mesure d'hydratabilité qui n'exige le sacrifice du fragment qu'après la pesée dans les deux états successifs et qui conduit au même résultat.

En effet la force qui nous intéresse  $F = P_1 - P_0$  où  $P$  est approximativement proportionnelle au rapport  $\frac{s}{f}$ . Certes, dans la matière sèche, tout n'est pas matériel osmotique. Mais cependant il existe toujours un rapport entre le degré d'imbibition des parties inertes (p. ex. membranes cellulaires) comme le montre le fait bien établi que le gonflement d'un morceau de bois immergé dans une solution dépend de la force osmotique de celle-ci.

De sorte que, au moins en première approximation, il existe toujours un rapport simple entre la quantité totale de matière sèche et, sinon la valeur même de la pression osmotique, au moins la force, d'origine osmotique, qui provoque l'appel d'eau par le tissu végétal.

Ceci revient à dire que :

$$P_1 - P_0 = k \left( \frac{s_1}{f_1} - \frac{s_0}{f_0} \right) = k \frac{s_1 f_0 - s_0 f_1}{f_0 f_1} = k \frac{s(w_0 - w_1)}{f_0 f_1}$$

or  $\mathcal{H} = \frac{\frac{w_0}{f_0} - \frac{w_1}{f_1}}{\frac{w_0}{f_0}}$  ce qui donne finalement :  $\mathcal{H} = \frac{f_0}{w_0} \frac{s(w_0 - w_1)}{f_0 f_1}$

Donc  $\mathcal{H} = \frac{f_0}{w_0} \frac{1}{k} (P_1 - P_0)$  soit  $= k' \frac{1}{h_{(f_0)}} (P_1 - P_0)$

c'est-à-dire pour un même fragment de tissu, où  $h_{(f_0)}$  est une constante on a

$$\mathcal{H} = k(P_1 - P_0)$$

et que pour comparer l'écart de force d'appel d'eau (exprimé en fonction de la valeur initiale) dans deux fragments de tissu différents, il suffit de multiplier leurs valeurs respectives d'hydratabilité par les valeurs respectives de leur hydratation maximale. Le coefficient de proportionnalité entre  $\mathcal{H}$  et la force d'appel d'eau est donc particulier à chaque fragment de tissu. Cela revient à dire que  $\mathcal{H}$  est proportionnel au pourcentage de force d'appel d'eau effectivement présentée par le tissu par rapport à la force maximale qu'il peut présenter (à l'état sec), en raison de l'existence de son matériel osmotique propre. Bien entendu, la mesure de  $\mathcal{H}$  suppose

toujours que le poids sec n'ait pas varié entre les deux états, hypothèse toujours ouverte à la critique (en principe légitime sur de brèves durées).

#### C. OPPORTUNITÉ DE LA PRÉSENTE MISE AU POINT.

Nous avons été amené à publier le présent travail dans le but tout d'abord de préciser la notion d'Hydratabilité, de la différencier de celle de *Wasserdefizit* et de la mettre en rapport avec l'ensemble des expressions utilisées dans l'étude des relations hydriques. Mais la raison principale qui nous a poussé à rédiger cette mise au point est l'existence, dans la littérature scientifique se rapportant au problème de l'eau dans la plante, de trop nombreuses confusions résultant de l'emploi irdifférent et par conséquent erroné, de l'un ou de l'autre des modes d'expressions que nous avons passés en revue dans les paragraphes précédents. Parfois aussi, les auteurs ne précisent pas le système de référence employé, ce qui dans certains cas empêche absolument de se rendre compte de la notion réellement employée. Cette constatation peut surprendre, mais il en est réellement ainsi, et par quelques exemples, nous allons le montrer.

##### a) *Manque de précision dans le mode d'expression de la teneur en eau.*

1. — B. S. MEYER (1927) dans un article de 25 pages ne précise pas le système de référence qu'il emploie. Dans un tableau général, résumant ses recherches, il se contente d'indiquer (p. 284) « *Water content of leaves, Percent* ». Par les chiffres qu'il donne, il est évident pour le lecteur averti, qu'il s'agit d'une expression rapportée au poids frais. La situation est malheureusement moins claire lorsqu'il estime la quantité d'eau liée des jus d'extraction : il dit « *Bound water, Percent* ». En quoi sont exprimés ces nouveaux % ? en fonction du poids frais de l'organe, ou du jus ? ou en fonction de l'eau totale du jus ? Cette dernière interprétation est probablement la bonne, mais un doute peut cependant subsister.

##### 2. — ILJIN, W. S. (1930) écrit (p. 170) :

« Der Wasserverlust kann bereits in einem feuchten Klima wie in der Umgebung von Petrograd, 28% und in Wüsten sogar 30-40 % erreichen » et plus loin :

« Der Wasserverlust betrug 50-60% (sudrussicher Steppen) ».

De quels % s'agit-il ? % de la teneur en eau initiale ou à la saturation ? ou % du poids frais ? Le lecteur, avec les données que lui fournit l'auteur, ne peut arriver à le savoir.

##### b) *Expression impropre de la variation de la teneur en eau.*

###### KNIGHT (1922) écrit (p. 377) :

« In no case was a decrease in water content of more than 1,6 percent found, and it is possible that as much as 0,6 percent of this was the original difference between the two companions leaves ».

« These figures demonstrate that extreme flaccidity results from a decrease of approximately 1 *percent* in leaf water content ».

Ces % représentent la différence de deux Hydratations relatives exprimées en fonction du poids frais :

$$78,4\% - 76,8\% = 1,6$$
$$87,2\% - 85,6\% = 1,6$$

Ce ne sont pas des %, mais des *points*.

Plus bas KNIGHT écrit encore :

« The leaf has been treated as a whole in the water content determination, and it is conceivable that although the mean decrease is only 1 *per cent*, the water concerned in wilting, i. e. that contained in cell sap may have decreased by a much larger amount ».

Ici la confusion est complète entre le « *Mean decrease of 1 per cent* »—ces % étant dans l'esprit de KNIGHT exprimés en fonction du poids frais, ce qui est incorrect, et la diminution enregistrée rapportée à la seule eau vacuolaire, c'est-à-dire entre une différence et un rapport.

c) *Confusion dans l'interprétation.*

1. — GIROUX (1936) écrit (p. 78)

« ... variations du contenu en eau chez *Erica cinerea*; ... les valeurs trouvées étant en général voisines de ... celles d'*Arbutus Unedo*, sauf en été, où le poids de substance sèche s'est élevé considérablement (62 gr. ... contre 48 gr.) ».

et encore (p. 76) :

« Nous voyons donc que ces plantes ... perdent pendant l'été une quantité d'eau plus importante qu'*Erica multiflora*... »

Ces conclusions de GIROUX sont basées sur l'examen d'une série de valeurs successives du « contenu en eau exprimé en grammes d'eau contenus dans 100 gr. de substance fraîche » donc en  $h_{(f)}$ . Or si  $h_{(f)}$  nous donne la composition « actuelle » relative en eau et matière sèche d'un organe, une série de valeurs successives de  $h_{(f)}$  ne nous renseigne pas sur les variations absolues (réelles) de ces deux éléments dans l'organe.

2. — HUBER (1928) écrit (p. 1114) :

« Vor allen gilt das von unseren krautigen Mesophyten, bei denen der Wassergehalt im Laufe eines Tages nicht einmal um 1 % schwankst (KNIGHT); aber auch bei den russischen und südafrikanischen Steppenpflanzen, deren Wassergehalt tagüber um 30 (ILJIN, MAXIMOV) und 50% zurückgeht (HENRICI) ».

Le 1 % de KNIGHT est une différence entre deux  $h_{(f)}$ ; les 30 % de MAXIMOV sont exprimés en fonction de la teneur en eau le matin; les 30 % d'ILJIN, en fonction de la teneur en eau à la saturation; les 50 % d'HENRICI, en fonction du poids frais

(cf. STOCKER (1929) p. 386 : « ... berichtet HENRICI von grasern... die bis zu 50% ihres; Frischgewichts, im Lauf des täglichen welkens ertragen können ».)

Ces différents auteurs utilisent des systèmes de référence différents, dont certains incorrects (KNIGHT); leurs résultats ne peuvent être comparés entre eux.

3. — *Wasserdefizit* de STOCKER mal interprété.

SCHANDERL (1930) donne (p. 788) le tableau suivant dont nous reproduisons une partie :

ÜBERSICHT DER WASSERDEFIZIT

a) in % des Frischgewichtes nach der Sättigung.	b) in % des maxim. Wassergehaltes
..... 4 Sept.	4 Sept.
<i>Pimpinella Saxifraga</i> ..... 27,0	38,3
<i>Bupleurum falcatum</i> ..... 15,3	24,3
<i>Aster Linosyris</i> ..... 15,3	38,1
<i>Brunella grandiflora</i> ..... 27,1	37,7

On voit que le 4 septembre, l'auteur change de système de référence ; nous n'avons pu, dans son texte, en découvrir la raison, et il n'en tient pas compte dans l'interprétation de ses résultats : cependant on remarque tout de suite, par les valeurs du 4 septembre que nous donnons, que ces deux systèmes ne sont pas du tout équivalents. Cela tient à ce que les deux systèmes donnent pour un même *fragment de tissu* des valeurs qui sont entre elles dans le rapport  $\frac{F-s}{Fs}$ , et que ce rapport diffère d'une espèce à l'autre, ou pour une même espèce, d'un moment à l'autre. Il est donc naturel que des valeurs identiques dans un système pour deux espèces données ne soient plus identiques dans l'autre système. Le premier système de SCHANDERL, pour autant que nous puissions juger, ne répond ni à l'*Hydratabilité* d'HOMÈS, ni au *Wasserdefizit* de STOCKER.

\* \* \*

Les quelques exemples qui précédent et qui sont loin d'être une exception, montrent à suffisance qu'il est extrêmement important et même urgent qu'une terminologie uniforme soit adoptée par tous les chercheurs qui s'intéressent au problème de l'eau dans la plante. Aussi en vue d'arriver à un accord sur ce point, proposons-nous ci-dessous, une série de termes et de symboles conventionnels, non équivoques et clairement définis.

PROPOSITION DE TERMINOLOGIE.

1. — *Hydratation rapportée au poids frais, ou teneur en eau des tissus.*

On appellera ainsi le rapport existant entre le poids d'eau contenu dans un frag-

TABLEAU D'ÉQUIVALENCE DES MODES D'EXPRESSEION DE L'HYDRATATION,  
 $h$  = hydratation rapportée au poids frais.  $i$  = hydratation rapportée au poids sec.

$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	$h$	$i$	
0.0	0.000	10.0	11.11	20.0	25.00	30.0	42.86	40.0	60.07	50.0	100.0	00.0	150.0	70.0	233.3	80.0
.2	0.202	.2	11.34	.2	25.31	.2	43.27	.2	67.22	.2	100.8	.2	151.3	.2	235.6	.2
.4	0.402	.4	11.61	.4	25.63	.4	43.68	.4	67.78	.4	101.6	.4	152.5	.4	237.8	.4
.6	0.604	.6	11.87	.6	25.94	.6	44.09	.6	68.35	.6	102.4	.6	153.8	.6	240.1	.6
.8	0.806	.8	12.11	.8	26.26	.8	44.51	.8	68.92	.8	103.3	.8	155.1	.8	242.5	.8
1.0	1.010	11.0	12.36	21.0	20.58	31.0	44.93	41.0	69.49	51.0	104.1	01.0	150.4	71.0	244.8	81.0
.2	1.214	.2	12.61	.2	26.90	.2	45.35	.2	70.97	.2	104.9	.2	157.7	.2	247.2	.2
.4	1.419	.4	12.87	.4	27.23	.4	45.77	.4	70.65	.4	105.8	.4	159.1	.4	249.7	.4
.6	1.620	.6	13.12	.6	27.55	.6	46.20	.6	71.33	.6	106.6	.6	160.4	.6	252.1	.6
.8	1.832	.8	13.38	.8	27.88	.8	46.63	.8	71.82	.8	107.5	.8	161.8	.8	254.6	.8
2.0	2.040	12.0	13.64	22.0	28.20	32.0	47.00	42.0	72.41	52.0	108.3	02.0	163.2	75.0	257.1	82.0
.2	2.249	.2	13.90	.2	28.53	.2	47.49	.2	73.01	.2	109.2	.2	164.6	.2	259.7	.2
.4	2.459	.4	14.16	.4	28.87	.4	47.93	.4	73.61	.4	110.1	.4	166.0	.4	262.3	.4
.6	2.669	.6	14.42	.6	29.20	.6	48.37	.6	74.22	.6	111.0	.6	167.3	.6	265.0	.6
.8	2.880	.8	14.68	.8	29.53	.8	48.81	.8	74.83	.8	111.6	.8	168.8	.8	267.6	.8
3.0	3.092	13.0	14.94	23.0	29.67	33.0	40.25	43.0	75.44	53.0	112.8	03.0	170.3	73.0	270.4	83.0
.2	3.305	.2	15.21	.2	30.21	.2	49.70	.2	76.06	.2	113.7	.2	171.7	.2	273.1	.2
.4	3.519	.4	15.48	.4	30.55	.4	50.15	.4	76.68	.4	114.6	.4	173.2	.4	275.9	.4
.6	3.734	.6	15.74	.6	30.89	.6	50.60	.6	77.30	.6	115.5	.6	174.7	.6	278.8	.6
.8	3.950	.8	16.01	.8	31.23	.8	51.06	.8	77.94	.8	116.5	.8	176.2	.8	281.7	.8
4.0	4.106	14.0	16.28	24.0	31.58	34.0	51.52	44.0	78.57	54.0	117.4	04.0	177.8	74.0	284.0	84.0
.2	4.384	.2	16.55	.2	31.93	.2	51.98	.2	79.21	.2	118.3	.2	179.3	.2	287.0	.2
.4	4.602	.4	16.82	.4	32.28	.4	52.44	.4	79.86	.4	119.3	.4	180.9	.4	290.6	.4
.6	4.821	.6	17.10	.6	32.63	.6	52.91	.6	80.51	.6	120.3	.6	182.5	.6	293.7	.6
.8	5.042	.8	17.37	.8	32.98	.8	53.37	.8	81.16	.8	121.2	.8	184.1	.8	296.8	.8

5.0	5.263	15.0	17.64	25.0	33.33	35.0	53.85	45.0	81.82	55.0	122.2	65.0	185.7	75.0	300.0	85.0	566.7	95.0	1900
.2	5.485	.2	17.92	.2	33.69	.2	54.32	.2	82.48	.2	123.2	.2	187.4	.2	303.3	.2	575.7	.2	1983
.4	5.708	.4	18.20	.4	34.05	.4	54.80	.4	83.15	.4	124.2	.4	189.0	.4	306.5	.4	584.9	.4	2074
.6	5.932	.6	18.48	.6	34.41	.6	55.28	.6	83.82	.6	125.2	.6	190.7	.6	309.8	.6	594.4	.6	2173
.8	6.054	.8	18.76	.8	34.77	.8	55.76	.8	84.50	.8	126.2	.8	192.4	.8	313.2	.8	604.2	.8	2281
6.0	6.382	16.0	19.05	26.0	35.14	36.0	56.25	49.0	85.19	56.0	127.2	66.0	194.1	76.0	316.7	86.0	614.3	96.0	2400
.2	6.609	.2	19.33	.2	35.50	.2	56.74	.2	85.87	.2	128.3	.2	195.9	.2	320.2	.2	624.6	.2	2532
.4	6.694	.4	19.62	.4	35.87	.4	57.23	.4	86.57	.4	129.4	.4	197.6	.4	323.7	.4	635.3	.4	2678
.6	7.069	.6	19.90	.6	36.24	.6	57.73	.6	87.27	.6	130.4	.6	199.4	.6	327.9	.6	646.6	.6	2841
.8	7.296	.8	20.19	.8	36.61	.8	58.23	.8	87.97	.8	131.5	.8	201.2	.8	331.0	.8	657.6	.8	3025
7.0	7.526	17.0	20.48	27.0	36.99	37.0	58.73	47.0	88.68	57.0	132.6	67.0	203.0	77.0	334.8	87.0	669.2	97.0	3233
.2	7.758	.2	20.77	.2	37.36	.2	59.24	.2	89.39	.2	133.6	.2	204.9	.2	338.6	.2	681.3	.2	3471
.4	7.991	.4	21.07	.4	37.74	.4	59.74	.4	90.11	.4	134.7	.4	206.7	.4	342.5	.4	693.7	.4	3746
.6	8.225	.6	21.36	.6	38.12	.6	60.26	.6	90.84	.6	135.8	.6	208.6	.6	346.4	.6	705.6	.6	4067
.8	8.459	.8	21.65	.8	38.50	.8	60.77	.8	91.57	.8	136.9	.8	210.6	.8	350.5	.8	719.7	.8	4445
8.0	8.695	18.0	21.95	28.0	38.88	38.0	61.29	48.0	92.31	58.0	138.1	68.0	212.5	78.0	354.5	88.0	733.3	98.0	4900
.2	8.932	.2	22.25	.2	39.28	.2	61.81	.2	93.05	.2	139.2	.2	214.5	.2	358.7	.2	747.5	.2	5459
.4	9.170	.4	22.55	.4	39.66	.4	62.34	.4	93.80	.4	140.4	.4	216.5	.4	363.0	.4	762.1	.4	6150
.6	9.409	.6	22.85	.6	40.06	.6	62.87	.6	94.55	.6	141.5	.6	218.5	.6	367.3	.6	777.2	.6	7043
.8	9.649	.8	23.16	.8	40.45	.8	63.40	.8	95.31	.8	142.7	.8	220.5	.8	371.7	.8	792.9	.8	8233
9.0	9.890	19.0	23.46	29.0	40.85	39.0	63.93	49.0	96.08	59.0	143.9	69.0	222.6	79.0	376.2	89.0	809.1	99.0	9900
.2	10.12	.2	23.76	.2	41.24	.2	64.47	.2	96.85	.2	145.1	.2	224.7	.2	380.8	.2	825.9	.2	12400
.4	10.38	.4	24.07	.4	41.64	.4	65.92	.4	97.63	.4	146.3	.4	220.8	.4	385.4	.4	843.4	.4	16567
.6	10.62	.6	24.38	.6	42.05	.6	65.56	.6	98.41	.6	147.5	.6	228.9	.6	390.2	.6	861.5	.6	24900
.8	10.86	.8	24.69	.8	42.45	.8	66.11	.8	99.20	.8	148.8	.8	231.1	.8	395.0	.8	880.4	.8	49900

ment de tissu et le poids frais de ce même fragment. Le rapport est un nombre abstrait compris entre 0 et 1. Pour la commodité on le multiplie par 100 et il exprime ainsi la teneur en eau en pourcent du poids total.

*Synonymie proposée*: water-content  
Wassergehalt.

*Formule*:  $h$ , ou mieux  $h = \frac{f-s}{f}$

2. — *Hydratation rapportée au poids sec ou « degré d'imbibition ».*

On désignera par là le rapport existant entre le poids d'eau contenu dans un fragment et le poids sec de ce même fragment. Il varie entre 0 et  $\infty$ . On le multiplie généralement par 100 et il exprime ainsi le poids d'eau présent pourcent du poids sec.

*Synonymie proposée*: Imbibition percentage  
Imbibition prozent.

*Formule*:  $h_s$  ou mieux  $i = \frac{f-s}{s}$

3. — *Hydratabilité*. Déficit de la teneur en eau en pourcent de la teneur en eau maximale (Deficit of water content in percent of maximum water content).

*Synonymie proposée*: Hydratability  
Hydratabilität

*Formule*:  $\mathcal{H} = \frac{h_0 - h_1}{h_0}$

*Intérêt*: expression de la force d'appel d'eau en pourcent de la valeur maximale que cette force peut avoir. Sa variation mesure l'importance de la force d'appel d'eau concomitante.

4. — *Déficit d'eau*: Déficit du degré d'imbibition en pourcent du degré d'imbibition maximum (Deficit of imbibition percentage in percent of the maximum imbibition).

*Synonymie proposée*: Waterdeficit.  
Wasserdefizit.

*Formule*:  $\mathcal{W} = \frac{i_0 - i_1}{i_0}$

*Intérêt*: expression de la quantité d'eau effectivement présente en fonction de la quantité maximale d'eau présente. La variation de  $\mathcal{W}$  mesure l'importance d'une perte ou d'un gain d'eau en % de cette valeur maximale.

Université de Bruxelles,  
Institut botanique Léo Errera,  
Laboratoire de Physiologie végétale.

Institut Agronomique de l'Etat,  
Centre de Recherches écologiques  
et phytosociologiques, Gembloux.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- 1924-1925 BIDWELL, G. L. et STERLING, W. F., Preliminary notes on the direct determination of moisture ; *J. Ass. of Agr. Chem.* 8 : 295-301.
- 1933 BOUILLENNE, R. et DEMARET, F., Échanges respiratoires en fonction de l'hydratation chez « *Bryonia dioica* » ; *C. R. Soc. Biol.* 113 : 1546.
- 1936 GIROUX, J., Recherches biologiques sur les Éricacées languedociennes ; *S. I. G. M. A.* N° 47, Montpellier.
- 1922 GORTNER, R. A. et HOFFMAN, W. F., Determination of moisture content of expressed sap tissue fluids ; *Bot. Gaz.* 74 : 308-313.
- 1942 HOMÈS, M. V., La définition de l'état d'hydratation des tissus végétaux ; *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* 74 : 178.
- 1943 HOMÈS, M. V., Permeabilité à l'eau et turgescence de la cellule végétale ; *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, 75 : 70-79.
- 1928 HUBER, Br., Der Wasserhaushalt der Pflanzen ; *Handb. d. norm. u. path. Physiol.* 6 : 1110-1126.
- 1930 ILJIN, W. S., Der Einfluss des Welkens auf den Ab- und Aufbau der Stärke in der Pflanzen ; *Planta* : 170.
- 1929 JANSEN, G., Physical measurements of the winter wheat plant at various stages in its development ; *Pl. Physiol.* 4 : 477.
- 1922 KNIGHT, R. C., Further observations on the transpiration, stomata, leaf, water content and wilting of plants ; *Ann. Bot.* 36 : 361-383.
- 1927 MEYER, M. S., Studies on the physical properties of leaves and leaf saps ; *Ohio J. Sci.* 27 : 263-288.
- 1935 SAMPSON, A. W. et SAMISH, R., Growth and seasonal changes in composition of oak leaves ; *Pl. Physiol.* 10 : 739-751.
- 1930 SCHANDERL, H., Oekologische und physiologische Untersuchungen an der Wellenkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Garnbach ; *Planta* 10 : 756.
- 1929 STOCKER, O., Der Wasserdefizit von gefäßspflanzen in verschiedenen Klimazonen ; *Planta* 7 : 382-387.

## SÉANCE DU 17 DÉCEMBRE 1944

Présidence de M. M. HOMÈS, président.

---

Sont présents : MM. Ansiaux, Automne, Boutique, le révérend Abbé Callens, MM. Castagne, Darimont, Delvosalle, Demaret, Duvigreaud, Fröschel, Gilles, M<sup>me</sup> Gremling, MM. Kufferath, Lathouwers, Lebrun, M<sup>me</sup> Lejour, MM. Léonard, Maréchal, M. et M<sup>me</sup> Marlier, MM. Matagne, Mullenders, Robyns, Symoens, Taton, Van Aerdschot, Vanden Berghe, Van Hoeter, Van Meel, M<sup>me</sup> Van Schoor, MM. Ver Eecke, Wagemans, Wiame et le secrétaire.

Ont prié d'excuser leur absence : MM. Charlet, Conard, Louis et Martens.

L'assemblée entend les communications suivantes :

M<sup>me</sup> A. Lejour. — Croissance de *Pisum sativum* en milieu colchicinisé (voir ce bulletin, p. 59).

M. P. Duvigneaud. — Notes de microchimie lichénique. III. Identité de l'acide usnarique et de l'acide salazénique (voir ce bulletin, p. 66).

M. P. Duvigneaud. — Note phytosociologique. *Cuscuta epithymum* (L.) Murr. et les bruyères de Belgique (voir ce bulletin, p. 68).

M. P. DUVIGNEAUD. — Note phytosociologique. — Sur les bruyères mésotrophes des schistes calcarifères dévoniens (voir ce bulletin, p. 70).

M. A. Taton. — Révision des Hyménophyllacées du Congo.

La séance est levée à 17 heures.

---

# CROISSANCE DE RACINES DE *PISUM SATIVUM* DANS DES SOLUTIONS COLCHICINIQUES

par A. LEJOUR

## MATÉRIEL.

Des graines de *Pisum sativum* ont germé sur boîtes de Pétri, dans des solutions colchiciniques dont la concentration variait de 1 : 20000 à 1 : 500. Les pointes de racines ont été fixées après un séjour ininterrompu de 30 h., 48 h., 96 h., 144 h. dans la solution d'alcaloïde. Nous avons eu la chance d'obtenir une germination très régulière, ce qui nous permet d'admettre que les plantules du même âge sont à des états physiologiques semblables.

## OBSERVATIONS.

Contrairement à ce qui se produit chez les végétaux généralement observés (*Lepidium sativum*, *Raphanus*, etc.), la variation dans la dose de colchicine n'a, dans le cas qui nous occupe, pas d'influence sur la croissance, tout comme le signale GARRIGUES pour *Vicia faba*. Nous étudions donc celle-ci exclusivement en fonction du temps.

### I. Plantules de 30 h.

Les racines normales (fig. 1) mesurent en moyenne 20 mm. Dans la zone méristatique, le diamètre pris à 600 $\mu$  au-dessus du sommet est de 550 à 600 $\mu$ ; plus haut, les racines sont cylindriques; leur diamètre total est de 750 $\mu$ , celui du cylindre central, 300 $\mu$ .

Les racines colchicinées (fig. 2) ont, sauf aux fortes concentrations (1 : 500), environ 14 mm. de long; par contre, elles sont plus grosses; vers l'extrémité, le diamètre a peu augmenté: à 600 $\mu$  au-dessus du sommet, il est de 550 à 800 $\mu$  mais la racine prend une forme cônique: à 3 mm. de la pointe, son diamètre est de 850 à 1500 $\mu$  (moyenne: 1100 $\mu$ ). Cette croissance en épaisseur est uniquement due à un élargissement des cellules, le nombre des rangées concentriques étant identique dans les témoins et dans les racines traitées. La croissance en épaisseur

du cylindre central est loin d'être aussi considérable que celle de l'écorce ; alors que le diamètre total augmente de 45%, celui du cylindre n'augmente que de 20%. Les cellules au maximum de leur élongation mesurent sur le pourtour du cylindre  $14,5\mu$  contre  $28,5\mu$  chez les témoins ; dans l'écorce,  $19,2\mu$  contre  $37,5\mu$ .

Dans toutes les racines examinées, tant normales que colchicinées, nous n'avons trouvé qu'un nombre infime de figures de division, et généralement toutes prophases.

## II. *Plantules de 48 h.*

Les racines normales mesurent en moyenne 30 mm., les racines colchicinées (fig. 3) ne se sont pratiquement pas allongées. Ici la tuméfaction est nettement subterminale ; elle se produit au-dessus de la zone méristématique dont le diamètre n'a pas varié, alors qu'à 3 mm. de haut, le diamètre total oscille entre  $1300\mu$  et  $2000\mu$  (moyenne :  $1600\mu$ ), celui du cylindre étant de  $300\mu$  à  $700\mu$ . A la limite du cylindre et de l'écorce, on peut, dans quelques racines, observer les lacunes qui seront décrites plus loin.

Aussi bien dans les racines colchicinées que dans les racines normales, les figures de division sont très nombreuses dans la zone méristématique. Il y a lieu d'insister sur le fait qu'aucune polyploidie ne se manifeste encore.

## III. *Plantules de 96 h.*

Les racines colchicinées présentent toutes une dissociation de leurs éléments laquelle se fait suivant deux types différents que nous appellerons type caverneux et type trabéculaire.

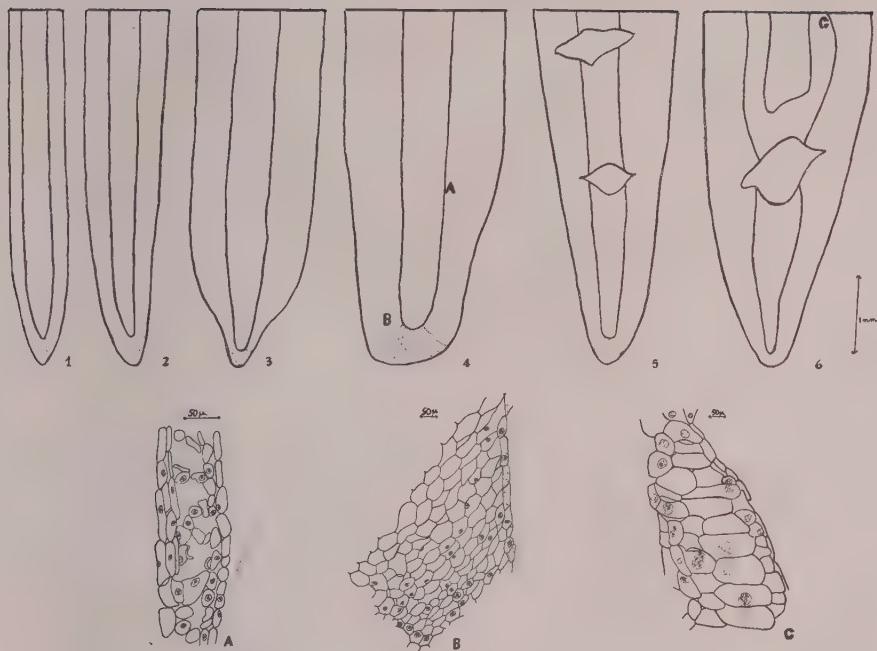
### 1. Type caverneux : (fig. 5).

La forme cônique se retrouve du fait que l'hypertrophie gagne la pointe (à  $600\mu$  du sommet, diamètre moyen :  $980\mu$ ), sans qu'elle augmente plus haut (à 3 mm., diamètre de  $1350\mu$  à  $2000\mu$ ). Des coupes longitudinales révèlent la présence de cavités ayant une forme générale en amande, déchirant transversalement le cylindre central en le sectionnant complètement et se terminant dans les couches internes de l'écorce. Les cavités, ayant dans leur plus grande hauteur de  $250\mu$  à  $600\mu$ , sont situées de  $1500\mu$  à  $2400\mu$  au-dessus du sommet. Parfois, un deuxième trou semblable s'est formé à un niveau supérieur.

Dans le méristème apical, les divisions sont très rares. Dans quelques racines, au-dessus de la cavité, des groupes de cellules de la zone périacyclique se distinguent par leur hypertrophie et le gigantisme de leur noyau. Cette morphose qui se généralise de plus en plus caractérise les plantules âgées de 144 h.

### 2. Type trabéculaire : (fig. 4)

L'extrémité inférieure de la racine est obtuse, ce qui lui donne une forme plus ou moins cylindrique. Dans l'ensemble, ces racines sont plus épaisses que les précédentes ; le diamètre moyen, à  $600\mu$  du sommet, est de  $1280\mu$ , à 3 mm., de  $1950\mu$ . Il n'y a pas de cavité transversale médiane, mais à partir d'un mm. de la pointe,



LÉGENDE DES FIGURES.

1-6 : Pointes de racines de *Pisum sativum* dessinées à la chambre claire ; 1. Témoin de 30 h. ; 2. Plantule colchicinée de 30 h. ; 3. Plantule colchicinée de 48 h. ; 4. Plantule colchicinée de 96 h., type trabéculaire ; 5. Plantule colchicinée de 96 h., type caverneux ; 6. Plantule colchicinée de 144 h., type caverneux.

A. — Détail des cellules disloquées par arrachement à la limite du périblème et du plérôme.

B. — Détail d'une portion de la zone corticale de la pointe d'une racine colchicinée de 96 h., montrant l'orientation oblique des séries de cellules.

C. — Détail de la zone péricyclique située au-dessus de la fissure d'une racine colchicinée de 144 h., montrant la formation de cellules géantes.

la continuité de la zone limite entre plérôme et périblème est rompue, un tissu trabéculaire apparaît, dans les lacunes duquel se reconnaissent des cellules écrasées et des fragments de cellules arrachées (fig. A). Au niveau de la zone subméri-stématique, extérieurement au plérôme, les rangées concentriques de cellules ne sont plus disposées dans un plan perpendiculaire à l'axe de croissance, mais deviennent nettement obliques vers l'extérieur et vers le bas ; le phénomène s'observe aisément sur une coupe longitudinale (fig. A). Il en résulte que ces couches périphériques débordent le cône méristématique qui se trouve ainsi latéralement engainé par des couches rayonnantes tuméfiées. L'élongation des cellules subméri-stématiques entraîne l'aplatissement latéral du méristème de la coiffe. Le renflement primitivement limité à la zone subméri-stématique s'étend jusqu'à l'extrémité de la racine.

Le volume des cellules du méristème apical est supérieur au volume des cellules correspondantes des racines du premier type ; cette tuméfaction résulte d'une intense activité mitotique : de très nombreuses divisions sont observables, la plupart avec des stocks chromosomiques polyploïdes ( $4n$ , parfois  $6n$ ), une des racines observées présente des cellules, la plupart polyploïdes, à tous les stades de division avec fuseau et début de cytotidierèse, ce qui est extraordinaire pour un sujet resté constamment sous l'action de l'alcaloïde.

#### IV. Plantules de 144 h.

Les racines observées (fig. 6) sont toutes du type caverneux, avec grande cavité centrale, leurs caractéristiques générales restant celles de 96 h.

Le méristème apical prend l'allure d'un parenchyme à noyaux quiescents : la structure des cellules ne paraît pas être altérée mais aucune division n'est repérable.

Au-dessus de la fissure, dans la zone péricyclique, certains éléments manifestent une sensibilité spéciale à l'alcaloïde. Sur 2 mm. de haut, les deux assises centrales sont constituées de cellules énormes (fig. C), fortement élargies transversalement ( $150 \times 75\mu$ ) avec des noyaux géants ( $50\mu$ ), la plupart des noyaux sont au repos ; généralement globuleux, ils sont bourrés de granules chromatiques avec un nombre de nucléoles en fonction de leurs dimensions. Les assises centrales présentent un gigantisme plus accentué que les assises marginales. Tandis que dans les racines âgées de 4 jours, ces cellules géantes n'apparaissent que sporadiquement, au bout de 6 jours, elles couvrent une zone étendue en hauteur et constituant un tore plus ou moins complet autour du cylindre central, ne se limitant pas à des calottes correspondant aux ébauches radiculaires. A ce moment, aucun vaisseau n'est d'ailleurs différencié dans le cylindre central.

#### V. Plantules de 96 h., ayant 48 h. de traitement.

Quelques plantules en germination sur eau depuis 48 h., en pleine activité mitotique, sont laissées pendant 48 h. dans une solution de colchicine. Une tuméfaction

bulbaire se produit dans la zone subméristématique, la zone différenciée n'étant pas atteinte.

Les figures de division que l'on observe sont celles que l'on trouve chez les plantules de 48 h. qui se sont développées complètement dans la colchicine. Quelques noyaux en prophase, par leur volume, paraissent polyploïdes.

#### DISCUSSION DES RÉSULTATS.

##### 1. *Les troubles morphogénétiques précèdent toute prolifération cellulaire.*

Toutes les plantules de 30 h. n'offrent qu'exceptionnellement des figures de division.

Si chez les sujets colchicinés, des caryocinèses s'étaient produites, comme il est admis que l'alcaloïde inhibe la cytodérèse, quelques noyaux au moins seraient polyploïdes. Or tous les noyaux sont normaux en aspect et en volume. On peut donc logiquement en inférer que la croissance au cours des premières 30 h. résulte uniquement d'un allongement cellulaire.

Chez les témoins, il y a deux possibilités : ou bien aucune mitose ne s'est déclenchée durant les premières 30 h., ou bien dans les racines observées règne une interphase généralisée consécutive à une vague mitotique. Si on admet cette dernière hypothèse, et si l'on tient compte du fait qu'aucune mitose n'a eu lieu dans les racines colchicinées, l'alcaloïde aurait empêché les caryocinèses de se déclencher pendant un temps très long ; une étrange coïncidence aurait amené, par des processus différents, toutes les racines au repos au moment de la fixation. Il semble bien que ce soit la première alternative qui corresponde à la réalité : il n'y a pas plus eu de divisions chez les témoins que chez les sujets traités.

On est donc en présence d'un matériel dans lequel le méristème apical n'a pas encore fonctionné. Or déjà l'aspect des racines colchicinées est essentiellement différent de celui des racines normales : elles sont courtes (14 mm. contre 20 mm.) et épaissies (1100 $\mu$  contre 750 $\mu$ ).

Conséquemment, des troubles de croissance affectent les processus d'allongement avant même que le méristème soit entré en action.

##### 2. *Le gonflement initial n'est qu'une hypertrophie apparente.*

En comparant les longueurs moyennes des cellules colchicinées et celles des cellules normales âgées de 30 h. (14,5 $\mu$  et 19,2 $\mu$  contre 28,5 $\mu$  et 37,5 $\mu$ ), on remarque que les secondes sont approximativement deux fois plus longues que les premières ; d'autre part, dans la même région, les diamètres des racines (1100 $\mu$  contre 750 $\mu$ ) sont dans le rapport 145 : 100. En tenant compte d'une part que si les diamètres de deux cercles sont dans le rapport 142 : 100, leurs surfaces sont dans le rapport de 2 : 1, et d'autre part qu'il résulte des observations que le nombre des assises cellulaires dans le sens diamétral est identique pour toutes les racines, on peut admettre que la section transversale des cellules colchicinées est double de celles des racines normales. A une surface de section double et à une hauteur deux fois

plus petite correspond un volume identique. Il en résulte qu'un séjour de 30 h. dans la solution de colchicine, bien qu'il ait produit un épaississement notable des racines, n'a pas entraîné de modification du volume cellulaire.

Il est par conséquent abusif de considérer ce trouble de croissance comme une hypertrophie ou une tuméfaction sensu stricto puisque il n'est pas lié à une augmentation du volume cellulaire. En effet, l'accélération de croissance en largeur ne fait que compenser le ralentissement de la croissance en longueur. Tout se passe comme si le métabolisme général de la cellule n'avait pas été affecté et que seule la polarité normale ait été atteinte. Existerait-il, comme l'ont suggéré de nombreux chercheurs, une interférence entre l'action de la colchicine et celle des auxines de croissance ?

*3. Le synchronisme de la croissance de l'écorce et de celle du cylindre central est rompu.*

Au bout d'un certain temps qui, dans l'expérience présente, se place entre 48 h et 96 h., il se produit un traumatisme que nous croyons n'avoir été observé jusqu'à présent dans aucun autre matériel et qui se traduit par des déchirures internes. Celles-ci consistent soit en une dissociation des assises péricycliques, soit en une fissuration du cylindre central conduisant aux deux formes typiques que nous avons respectivement dénommées type trabéculaire et type caverneux.

Ces anomalies nous semblent dues à deux modalités mécaniques d'un même phénomène qui est peut-être spécial au genre *Pisum*. L'allongement des racines qui a été freiné au cours des premières 30 h. ne se manifeste plus de façon appréciable au cours des heures suivantes (GREMLING). L'étude histologique des coupes longitudinales révèle que les zones corticales subissent une faible élévation alors que l'allongement du cylindre central est complètement inhibé. Les assises corticales internes, en s'allongeant, glissent vers le bas en exerçant une traction sur les assises contiguës du cylindre central bloquées dans leur croissance. Ce déséquilibre dans la croissance des deux zones de la racine entraîne des troubles graves. Une rupture s'établit, soit progressivement, soit explosivement. Dans le premier cas, la continuité du cylindre central est maintenue, seule la zone péricyclique est atteinte ; au bout de deux à quatre jours, les cellules de cette zone, étirées de plus en plus, se disloquent, certaines finissent par être déchirées : un tissu trabéculaire naît à la limite du plérôme et du périblème. A l'extrémité inférieure de la zone submeristématique, la traction diminuant, l'arrachement ne se produit plus, mais les couches corticales allongées débordent le méristème apical, entraînant du même coup l'élargissement de l'apex et l'obliquité des assises bordant le méristème.

Dans le deuxième cas, la résistance du cylindre central à la traction qu'exerce sur ses éléments le cortex est moindre et brusquement une fissure déchire transversalement la région médiane : la «caverne» en amande est formée.

Nous croyons trouver un argument à l'appui de notre interprétation dans le fait que, lors de nos nombreuses observations de racines de *Pisum* croissant en milieu normal, nous avons été frappés par le fait que, à la limite supérieure du

méristème apical, les mitoses étaient beaucoup plus nombreuses dans le plérôme qu'au même niveau dans le périblème. L'allongement d'une racine étant dû à deux facteurs : l'elongation cellulaire et la prolifération méristématique, nous pensons que, dans les processus normaux, la prolifération plus active des zones centrales compenserait l'elongation plus considérable liée à une activité mitotique plus faible des zones périphériques. En milieu colchiciné, l'absence de toute prolifération ferait apparaître le déséquilibre.

#### 4. *L'hypertrophie est fonction de l'activité mitotique.*

Alors que les troubles de croissance déterminant l'épaississement des racines s'installent avant même que le méristème apical ait fonctionné, l'hypertrophie effective est liée à l'activité méristématique.

La tuméfaction affecte successivement la zone d'allongement et le méristème apical.

Après 48 h., alors qu'aucune polyploidie ne se manifeste encore, l'élargissement intéresse exclusivement la région subterminale de la racine. Ce phénomène peut s'interpréter de la façon suivante. La durée de la stathmocinèse induite par l'alcaloïde dépasse considérablement la durée d'une cinèse normale, ce qui implique qu'au cours d'un même laps de temps, le rythme des divisions sera beaucoup plus rapide en milieu normal qu'en milieu colchiciné. Au cours de la prolifération normale les auxiliaires et les matériaux de construction que reçoit le méristème sont régulièrement utilisés au fur et à mesure de leur arrivée ; dans l'alcaloïde, par suite du retard des divisions, elles sont surabondantes et s'accumulent dans les couches immédiatement supérieures au méristème. Ce stockage entraîne la tuméfaction de cette région.

Cette tuméfaction interfère avec le phénomène d'inversion de polarité que révèlent les racines de 30 h. Nos observations établissent en effet que l'hypertrophie est plus considérable dans l'écorce que dans le cylindre central ; les cellules du plérôme ayant une polarité plus marquée que celle du périblème subiraient moins fortement l'action de croissance « isodiamétrique » de l'alcaloïde que les cellules moins différenciées de l'écorce.

Si dans la zone de croissance, l'hypertrophie ne résulte qu'indirectement de l'activité méristématique, elle en dépend directement dans la région apicale. En effet, dans le méristème, entre 48 h. et 96 h. de traitement, les stathmocinèses se succèdent dans une même cellule : la polyploidie apparaît ; le volume des noyaux augmente progressivement ; simultanément, les cellules se renflent de façon énorme puisque toute cytodièrèse est suspendue. Du fait que l'hypertrophie ne se limite plus à la zone subméristématique mais s'étend au méristème, le renflement subméristématique ne déborde plus latéralement la pointe et la racine reprend sa forme conique primitive.

### 5. *Le gigantisme des cellules péricycliques est lié à un traumatisme.*

Dans les racines du type caverneux, chez lesquelles la fissuration du cylindre central a entraîné dès 96 h. l'arrêt à peu près complet de l'activité du méristème apical, les cellules péricycliques manifestent entre quatre et six jours de traitement une réaction particulière qui se traduit par un accroissement considérable du volume et le gigantisme des noyaux (diamètre :  $50\mu$ , diamètre normal :  $8\mu$ ). Dans les racines du type trabéculaire les assises péricycliques disloquées gardent un volume à peu près normal alors que dans les racines normales, leur prolifération a conduit à la formation de radicelles. Seules les racines chez lesquelles la continuité du plérôme a été rompue et la circulation des auxines et des matériaux de construction est devenue anormale présentent ce gigantisme des assises péricycliques.

Alors que l'augmentation de volume est beaucoup plus marquée et le nombre de nucléoles plus élevé que dans les cellules polyploïdes du méristème apical, la plupart des noyaux sont au repos : les figures cirrétiques sont rares.

A quoi attribuer le gigantisme ?

Faut-il l'assimiler à un phénomène de cicatrisation qu'influencerait spécifiquement le type particulier des mitoses colchiciniques ? Dans ce cas les quantités considérables d'auxines et de matériaux de construction mobilisées en vue de l'intense prolifération qui normalement se produit au niveau de toute lésion, se seraient accumulées au bord supérieur de la fissure. L'absence de toute cytodéthèse dans le milieu colchiciné les y aurait stockées, entraînant le gigantisme des cellules de cette région.

Faut-il admettre que la sensibilité spéciale des cellules péricycliques à l'alcaloïde se traduirait par une augmentation de substance chromatique rappelant soit l'endomitose de GEITLER ou la synthèse de chromatine en dehors de toute stathmocénèse comme le suppose MANGENOT ? Selon cet auteur, la réaction se produit au bout de quatre à six jours dans des racines normalement constituées et elle se limite aux jeunes ébauches radiculaires ; dans le matériel que nous avons étudié, elle ne se produit qu'après fissuration du cylindre central et la colchicine n'exerce aucune action préférentielle ; toutes les cellules du péricycle situées sur le bord supérieur de la crevasse peuvent devenir géantes.

### 6. *Les cellules complètement différenciées ne sont pas affectées.*

Les racines soumises à une immersion de 48 h. dans la solution de colchicine postérieurement à une croissance de 48 h. en milieu normal, présentent l'intumescence en bulbe décrite par tous les observateurs. L'examen des coupes révèle qu'il s'agit d'une hypertrophie de la zone subméristématique précédant la tuméfaction du méristème, exactement comme cela se passe chez les embryons de 48 h. soumis de façon continue à l'alcaloïde. Celui-ci n'a par conséquent affecté que les zones ayant encore des potentialités de croissance, c'est-à-dire la zone d'allongement.

#### CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ.

Nos observations apportent quelques précisions sur la double action de la colchicine sur des embryons de pois partant du repos. Cette action est :

a) morphogénétique, élective sur les parenchymes, se traduisant par une inversion de polarité, une augmentation de volume sans augmentation corrélative du noyau.

b) caryoclasique, élective sur les cellules du type embryonnaire, se traduisant par leur gigantisme.

A son début, le gonflement des parenchymes précède l'activité méristématique et est indépendant d'elle. Il n'est pas lié à une augmentation du volume cellulaire, mais résulte d'une inversion de la polarité, entraînant l'inhibition de l'allongement, compensée par une excitation de la croissance en largeur. Ultérieurement, il consiste en une véritable hypertrophie dépendant de l'activité méristématique, due à un stockage de matériaux de construction cellulaire, induit primitivement par la lenteur des stathmocinèses, secondairement par l'absence de prolifération du méristème.

Le gigantisme des cellules du type embryonnaire atteint d'abord le méristème apical, ensuite le méristème latéral. Il est normalement induit dans le premier cas par des stathmocinèses qui évoluent vers la polyploidie. Il se manifeste dans le second cas qu'après arrêt de prolifération du premier ; il affecte des cellules au repos dont les dimensions dépassent considérablement celles des cellules polyploïdes du méristème apical. La question reste ouverte sur le déterminisme de cette action différentielle sur les deux méristèmes.

Jardin expérimental Jean Massart,  
Université libre de Bruxelles.

#### BIBLIOGRAPHIE.

1. GARRIGUES, R. — 1941 Action de quelques substances huileuses sur les racines de *Pisum sativum*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 208.
2. GREMLING, G. — 1939. Sur les troubles morphogénétiques déterminés par la colchicine chez les végétaux. Ass. fr. Avancement Sc., Liège.
3. GUINOCHEZ. — 1940. Sur quelques modifications des réactions physico-chimiques de la cellule végétale par les substances mitoinhibitrices. *C. R. Acad. Sc.*, 210.
4. HAVAS, L. — 1937. Colchicine, Phytocarcinomata and Plant hormones. *Nature* 140.
5. LEVAN, A. — 1943. The macroscopic colchicine effect-a hormonal action ? *Hereditas*, 28.
6. MAIROLD, Fr. — 1943. Studien an colchicinierten Pflanzen. *Protoplasma* 37.
7. MANGENOT, G. — 1939. L'action de la colchicine sur les cellules végétales. *C. R. Acad. Sc.*, 208.  
— 1942. Action de la colchicine sur les racines d'*Allium cepa*. *Actual scient. et ind.* 915, Paris.

Notes de Microchimie Lichénique.

### III. IDENTITÉ DE L'ACIDE USNARIQUE ET DE L'ACIDE SALAZINIQUE

par P. DUVIGNEAUD

#### 1. Historique.

En 1898, HESSE isole d'un mélange de *Usnea dasypoga* et de *U. hirta* une substance nouvelle, qu'il appelle **acide usnarique**.

En 1902, ZOPF retrouve cette substance dans *Usnea cornuta* et *U. dasypoga*. Pour éviter de travailler sur un mélange d'espèces, mélange toujours possible vu la grande ressemblance des Usnées en forme de barbes, ZOPF emploie une seule grosse plante de *U. dasypoga*. Il n'y a pas de mélange possible dans le cas d'*U. cornuta*, qui est la seule Usnée saxicole de l'Europe centrale.

L'**acide usnarique**, obtenu par cristallisation dans l'alcool, est une substance incolore très amère, très difficilement soluble dans les solvants organiques même bouillants, à point de fusion mal défini : rougit vers 230°, brunit ensuite pour noircir vers 265° ; il forme avec KOH des microcristaux rouges. Il est encore mis en évidence chez d'autres espèces d'*Usnea* et chez *Parmelia sinuosa* par ZOPF, HESSE et SCHULTE.

Actuellement, on attache une grande importance, dans l'étude systématique des Lichens, aux caractères chimiques. Dans sa Monographie récente du genre *Usnea*, MOTYKA a pulvérisé les quelques espèces reconnues jusqu'ici en un très grand nombre de nouvelles espèces (plusieurs centaines) basées sur des caractères morphologiques et anatomiques. C'est ainsi qu'*Usnea dasypoga* est devenu toute une section, les *Dasypogae*, comportant 23 espèces.

Pour rendre plus aisée la détermination de ces nombreuses espèces et renforcer leur diagnose, il est utile de connaître les acides lichéniques qu'elles élaborent, et de pouvoir caractériser ceux-ci rapidement, par voie microchimique. C'est pourquoi j'ai tenté de caractériser microchimiquement l'acide usnarique en employant les méthodes préconisées par ASAHIKA.

#### 2. Étude microchimique de *Usnea cornuta* Körb. et *U. dasypoga* (Ach.) Rohl.

J'ai employé le matériel suivant :

*Usnea cornuta* KORB., saxicole à Blankenburg dans le Harz (leg. Hampe) : Exsicc. : KÖRBER, Lich. sel. germ. n° 181 (typus).

*Usnea dasypoga* (Ach.) ROHL. : trois échantillons de Belgique, conservés dans mon herbier ; provenance : Baraque Michel, Neuville, Rossignol.

Le traitement suivant m'a fourni des résultats analogues pour les quatre échantillons : un fragment de thalle est extrait à chaud par le benzène en tube d'Asahina ; on enlève ainsi l'acide usnrique. On extrait ensuite à chaud par l'acétone : on obtient un résidu blanc relativement peu abondant ; par cristallisation dans la solution GE d'Asahina, on obtient des cristaux linéaires ténus, plus ou moins incurvés, dispersés, peu typiques ; l'anile de l'o. toluidine cristallise en plaquettes jaune pâle fusiformes («en forme de bateaux») souvent associées en druses ; l'anile de l'aniline cristallise en très fines plaquettes prismatiques s'associant en cursins minuscules brunâtres ; avec KOH, il se développe une coloration jaune vif qui vire bientôt au rouge par suite de la formation de minuscules aiguilles rouges courbes associées en fagots ou en éventails ; par adjonction d'eau de baryte, il ne se forme pas de sel cristallisable.

Toutes ces propriétés sont celles de l'acide salazinique. Selon ZOPF, les caractéristiques de cet acide sont les suivantes : incolore, très amer, très difficilement soluble même à chaud dans les solvants organiques, à point de fusion mal défini : rougit vers 220-230°, brunit à 245° et noircit à 260°.

### 3. Conclusion.

Selon toute vraisemblance, l'acide salazinique et l'acide usnrique sont une seule et même substance. ZOPF avait d'ailleurs constaté que les deux acides en question étaient très semblables, et que la différence principale était que l'acide salazinique n'avait pas de goût amer (ZOPF 1902, p. 61). Ce dernier fait était dû à une erreur de HESSE, l'acide salazinique étant en réalité très amer.

Ce qui a probablement amené à la conception de deux acides différents est la réaction peu nette présentée par le thalle des Usnées à «acide usnrique». En effet, le thalle des Lichens à acide salazinique se colore en rouge sang par KOH. Or, la réaction de KOH sur le cortex, la médulle ou l'axe de *U. cornuta* et *U. dasypoga* est peu nette, d'un brun sale ou rougeâtre seulement par places ; ceci est dû au fait que l'acide salazinique s'y trouve à une concentration très faible (2-3%), et qu'il ne peut y être mis en évidence que par l'extraction à l'acétone, laquelle a pour effet de le concentrer. La réaction de KOH sur l'extrait acétonique est très nette.

### LITTÉRATURE.

1. ASAHIWA, Y. — *Journ. Jap. Bot.* XIV, n° 10, 1938, p. 653.
2. MOTYKA, J. — *Lichenum generis Usnea studium monographicum*, Lwow 1936-1937.
3. SCHULTE, F. — *B. B. C.* 18, 1905, pp. 1-22.
4. ZOPF, W. — *Lieb. Ann.*, 324, 1902, pp. 60-70.
5. ZOPF, W. — *Die Flechtenstoffe*, Iena, 1905.

Note Phytosociologique.

*CUSCUTA EPITHYBUM* (L.) MURR.  
ET LES BRUYÈRES DE BELGIQUE

par P. DUVIGNEAUD.

1. Au cours d'une note précédente (3), j'ai donné une esquisse des associations de bruyères dans notre pays et dans les régions limitrophes.

En Belgique, toutes les bruyères appartiennent à l'alliance du *Calluno-Genistion pilosae*. Au nord de la ligne Sambre-Meuse se développe le *Calluneto-Genistetum anglicae*, association à caractère nettement atlantique des sols sableux très pauvres. Au Sud de cette ligne domine le *Calluneto-Antennarietum dioicae*, association subatlantique peuplant des sols de types divers. Sur les plateaux les plus élevés de l'Ardenne, on trouve le *Calluneto-Vaccinietum Vitis Ideae*, à caractère à la fois montagnard et atlantique.

2. En Europe occidentale, *Cuscuta epithymum* (L.) MURR. est en général considérée comme caractéristique du *Calluneto-Genistetum* : malgré le nom qui lui fut donné, cette espèce est en effet rare sur le thym, mais au contraire très fréquente dans les bruyères, où elle peut envahir *Calluna vulgaris* sur de larges surfaces.

J'ai établi, d'après les documents dont on dispose jusqu'à ce jour (\*), la carte de distribution de *Cuscuta epithymum* en Belgique (Carte I). Les différents hôtes ont été représentés par des signes différents : les points noirs représentent les stations où *Cuscuta* a été trouvée parasitant les espèces du *Calluno-Genistion* ; les points clairs correspondent à des hôtes appartenant à des groupements végétaux sans rapports avec les bruyères.

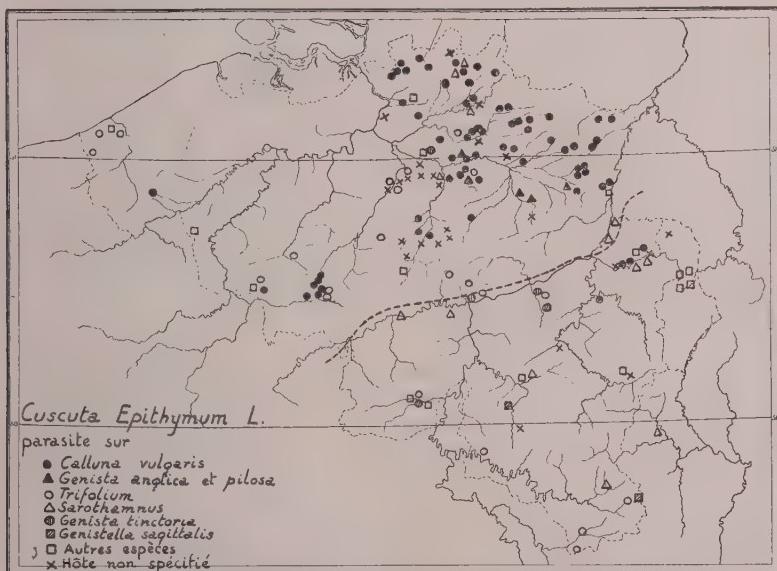
On constate que bien que les plantes hôtes du *Calluno-Genistion* *Calluna vulgaris* et *Genista pilosa* soient répandues dans tout le pays, elles ne sont parasitées par la cuscute que dans l'aire du *Calluneto-Genistetum* et dans la partie

(\*) Tous les Bulletins de la<sup>e</sup> Société Royale de Botanique de Belgique, herbiers du Jardin Botanique de Bruxelles, observations et herbier personnels, etc...

transitoire à caractère atlantique du Calluneto-Antennarietum (région liégeoise). Par contre, des hôtes n'appartenant pas au Calluno-Genistion sont attaqués par le parasite dans toutes les régions du pays. Le cas le plus remarquable est certainement celui de la Baraque Michel ; Mademoiselle LIBERT, qui a exploré à fond cette région au siècle dernier, n'y a trouvé *Cuscuta epithymum* que sur les espèces suivantes :

*Lathyrus montanus* Bernh. *Meum athamanticum* Jacq. *Sanguisorba officinalis* L.  
*Lotus corniculatus* L. *Centaurea Jacea* L.

Ces espèces font cependant partie d'associations végétales (pelouses à *Nardus*) se développant très souvent au contact du Calluneto-Vaccinietum. Des graines de *Cuscuta* doivent donc germer en grand nombre à proximité immédiate des callunes et des genêts (*Genista pilosa* et *anglica*) qui, en quantités massives, forment le Calluneto-Vaccinietum des Hautes Fagnes ; il n'y a cependant pas d'action parasitaire et la cuscute ne se développe pas.



CARTE I. Distribution géographique de *Cuscuta epithymum* (L.) Murr. en Belgique, et espèces parasitées.

Les points n'ircis correspondent à des espèces du Calluno-Genistion. La ligne en traits interrompus est la limite S de l'aire de dispersion du Calluneto-Genistetum.

3. Si on examine l'ensemble des landes et bruyères de l'Europe occidentale (Calluneto-Ulicetalia), on constate que celles-ci constituent en général un milieu favorable au développement de *Cuscuta epithymum* ; au point de vue phytosocio-

logique l'espèce peut être considérée comme une caractéristique de l'ordre. Le parasite est bien représenté dans toutes les associations de l'alliance euatlantique *Ulicion nani* où il attaque principalement les *Ulex* (ALLORGE, TANSLEY). Dans l'alliance subatlantique *Calluno-Genistion*, il attaque avec virulence les *Calluna* et les *Genista* dans le *Calluneto-Genistetum*, mais les évite dans le *Calluneto-Antennarietum*; on le retrouve abondamment dans le *Festuceto-Genistelletum* des Vosges et de la Forêt Noire (ISSLER, BARTSCH) où il s'attaque presque uniquement à *Genistella sagittalis*.

Tout se passe donc, ou bien comme si il y avait des races physiologiques différentes de *Cuscuta epithymum* adaptées à un hôte déterminé et ayant chacune leur aire de distribution propre, ou bien, ce qui est plus vraisemblable, comme si des plantes hôtes du type *Calluna vulgaris* et *Genista pilosa* se trouvaient dans des états physiologiques différents (marqués par leur degré de résistance à l'action du parasite) suivant l'association de bruyère dont ils font partie; l'étude chimique comparée de callunes ou de genêts récoltés dans les différentes associations du *Calluno-Genistion* permettrait probablement de résoudre ce problème.

4. Au point de vue phytosociologique, *Cuscuta epithymum*, caractéristique de l'ordre des *Calluneto-Ulicetalia*, se présente en Belgique comme une caractéristique locale du *Calluneto-Genistetum*, dans lequel elle possède sa valeur accumulative (recouvrement-sociabilité-vitalité) maximale; les grandes plages roses formées par des milliers de fleurs de cuscutes constituent un des aspects les plus typiques des bruyères campinoises.

En Belgique, *Cuscuta epithymum* n'a jamais été signalé sur *Thymus*; dans quelques endroits de la Haute Belgique à caractère montagnard (Sohier, Arlon) le parasite a été trouvé sur *Genistella sagittalis*; ainsi s'ébauche chez nous l'attaque virulente dont cette légumineuse fait l'objet dans le *Festuceto-Genistelletum*, plus nettement montagnard, des Vosges et de la Forêt Noire.

Université de Bruxelles.  
Institut Botanique Léo Errera.

## LITTÉRATURE.

1. ALLORGE (L.). — Les Associations végétales du Vexin français. Nemours, 1922.
2. BARTSCH (J.) et (M.). — Vegetationskunde des Schwarzwaldes, *Pflanzensoz.* 4, Jena, 1940.
3. DUVIGNEAUD (P.). — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 76, 1944, pp. 68-73.
4. ISSLER (E.). — *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 21, 1929, p. 47.
5. LEMÉE (G.). — *Rev. gén. Bot.*, 50, 1938.
6. TANSLEY (A. G.) — The British Islands and their vegetation, Cambridge 1939.

Note Phytosociologique.

## SUR LES BRUYÈRES MÉSOTROPHES DES SCHISTES CALCARIFIERS DÉVONIENS

par P. DUVIGNEAUD.

### 1. Généralités. Calluneto-Antennarietum (Pfalzgraf 1934) Tx 1937.

I. Quand le sol des pelouses sèches établies sur calcaire (alliance du *Bromion erecti*) se décalcifie en surface, ces pelouses sont envahies plus ou moins abondamment par les espèces de la bruyère (TANSLEY, MEUSEL, etc...); dans certains cas, il se forme une bruyère typique, que TANSLEY a appelée « chalk heath ».

En Haute Belgique, les « bruyères calcaires » sont assez fréquentes sur les schistes plus ou moins calcarifères du dévonien supérieur (schistes frasnien et famennien). Ces schistes se sont décomposés superficiellement en une terre argileuse fraîche ou nettement humide, assez riche en éléments minéraux, à réaction neutre ou légèrement acide. Le climax y est une forêt de Chênes-Charmes (*Querceto-Carpinetum*), actuellement très modifiée par l'action humaine, et souvent riche en arbustes épineux (*Prunus spinosa*, *Rosa*, *Crataegus*). Dans certaines conditions peu propices, là où la pente favorise l'érosion et le délavage du sol par les pluies, on assiste à une détérioration du climax facilitée par l'action des hommes et entretenu par la dent des rongeurs; il se forme, sur les pentes des collines, et sur certaines surfaces planes spécialement dégradées par une exploitation humaine abusive, des pelouses sèches où domine *Festuca ovina* sensu lato, et qui, au point de vue phytosociologique, appartiennent manifestement à l'alliance du *Bromion erecti*.

On a donc la succession régressive :

Querceto-Carpinetum (mésotrophe sur sous-sol schisteux)  
→ Pelouse à *Festuca ovina*.

Si la décalcification se poursuit, les sous-arbrisseaux ligneux du Calluno-Genistung : *Calluna vulgaris*, *Genista pilosa*, *Sarrothamnus scoparius* peuvent

prendre une extension considérable et constituer une vraie bruyère mésotrophe.

Cette bruyère mésotrophe, qui dans les cas les plus typiques se présente comme une formation continue, mais qui souvent inclut des petits fragments de la pelouse à *Festuca* qui l'entrecoupe de taches claires, est très riche en espèces ; j'en ai compté plus de 100 dans un ensemble de 7 relevés phytosociologiques ; bon nombre de ces espèces constituent d'excellentes différencielles de variante de la bruyère mésotrophe envers les bruyères oligotrophes et acides ; ces différencielles peuvent appartenir aux alliances du *Bromion erecti* ou du *Fraxino-Carpinion*.

Au point de vue phytosociologique, les bruyères mésotrophes des terrains schisteux dévoniens de la Haute-Belgique appartiennent à l'association montagnarde *Calluneto-Antennarietum*. Les espèces euanatlantiques y font en effet totalement défaut, alors qu'au contraire, *Genista pilosa* y est localement très développé ; on y rencontre fréquemment *Genista tinctoria* et *Genistella sagittalis*, espèces dont le caractère montagnard est assez nettement accusé.

Contrairement à ce qu'on observe dans les bruyères oligotrophes, le sol semble ici suffisamment riche pour permettre une reconstitution rapide du climax momentanément écarté ; mais un facteur puissant intervient, qui, souvent, peut ralentir très fortement, voire même empêcher, la reformation du *Querceto-Carpinetum* : c'est l'action des chèvres, et surtout celle des lapins ; ces animaux détruisent les jeunes arbres au fur et à mesure de leur apparition. Les lapins respectent *Sartorius* et les arbrisseaux épineux comme *Prunus spinosa*, *Rosa*, *Crataegus* : d'où la fréquence de ces derniers dans la bruyère, où ils peuvent former des broussailles plus ou moins denses.

L'incendie est un autre facteur qui n'est certainement pas négligeable.

De tout ce qui précède, on peut conclure que les bruyères mésotrophes des schistes dévoniens constituent une **variante** (sous-association édaphique) nettement caractérisée du *Calluneto-Antennarietum*. Pour bien insister sur le caractère dynamique de cette variante (évolution vers la broussaille à *Prunus spinosa*, stade arbustif du *Fraxino-Carpinion*) et sur son caractère géographique montagnard ou subcontinental, en même temps que sur les conditions édaphiques spéciales qui président à son établissement, j'ai proposé (5) l'appellation **pruneto-geniste tosum tinctoriae subcalcarosum**.

2. Un *Calluneto-Antennarietum* mésotrophe riche en graminées (et souvent en espèces du *Bromion*) a été décrit à plusieurs reprises par divers auteurs, sans qu'il soit spécifié qu'il s'agit là d'une variante spéciale. La « description principes » de l'association (PFALZGRAF 1934, Meissner) se rapporte à cette variante ; il en est de même du *Calluneto-Antennarietum* décrit par LIBBERT (9) pour la vallée du Plön, du *Callunetum* décrit par MEUSEL (11) pour le district de la Saale, du *Calluneto-Antennarietum* décrit par BÜKER pour la Westphalie du Sud (4, p. 509), de certains individus de l'association à *Calluna vulgaris* et *Genista pilosa* décrite par QUANTIN (14) pour le Jura méridional. Il s'agit là de régions plus montagnardes ou plus continentales que celle qui nous occupe ici ; *Prunus spinosa* n'est cité par aucun des cinq auteurs.

Les auteurs ne sont pas d'accord sur le fait de savoir si le groupement doit être considéré comme une vraie bruyère ou comme une pelouse dégradée ; mais les avis concordent quant à sa formation par la succession régressive :

forêt → pelouse steppique → bruyère.

**2. La variante mésotrophe pruneto-genistetosum tinctoriae subcalcarosum (Duvigneaud 1944 n. nud.) (Tableau I).**

1. Les individus d'association que j'ai pu examiner sont situés entre Barvaux et Biron, et entre Marche et Waillet, dans la province de Luxembourg. Deux relevés provenant de la région des Fagnes m'ont été communiqués par le Centre d'études écologiques de Gembloux. Des bruyères sur schistes dévonien existent aussi dans la région de Rochefort. Enfin, Melle S. BALLE m'a communiqué la liste floristique d'une bruyère sur schistes frasnien des environs de Cerfontaine, qui se rapporte certainement au groupement qui nous occupe ici.

2. Le **sous-sol** est formé de schiste plus ou moins calcarifère, souvent noduleux, des étages frasnien et famennien (Fr 1 m. : schistes divers, souvent noduleux ; Fr 2 : schistes violettes de Barvaux ou schistes feuilletés de Matagne ; Fa 1a : schistes noduleux à *Rhynchonella Omaliusi* ; Fa 1b : schistes psammitiques ; etc...).

Le **sol** est très peu profond ; sa structure diffère de celle du sol des bruyères oligotrophes par l'absence d'un horizon superficiel noir A<sub>0</sub> d'humus de bruyère. Voici, à titre d'exemple, les profils correspondant à 3 des relevés du tableau I.

Relevé 1. Barvaux. Bruyère peu serrée, riche en Lichens. Stade initial de colonisation. Exposition N.-W. ; pente 10 %.

A 5 cm. terre grumeleuse brune argileuse.

C schiste famennien.

Relevé 6. Barvaux. Bruyère dense, riche en Mousses. Stade optimal. Exposition N.-W. ; pente 20 %.

Litière discontinue (0,1-0,5 cm.).

A 14 cm. terre grumeleuse brune, argileuse, mêlée de fragments de schiste  
pH à 2 cm. 6,2

pH à 7 cm. 6,5 (terre entourant un bulbe d'*Orchis mascula*).

C schiste famennien.

Relevé 5. Biron. Bruyère dense, à strate muscinale riche en Hépatiques. Stade terminal. Exposition N.-W. ; pente 15 %.

Litière discontinue (0,1-0,5 cm.).

A<sub>1</sub> 9 cm. terre grumeleuse brune, argileuse ; pH 5,7.

A<sub>2</sub> 10 cm. terre très argileuse, compacte, brune.

C schiste frasnien noduleux.

Le pH, relativement élevé, se situe aux environs de 6,0. La terre grumeleuse donne avec les acides une effervescence faible mais nette, ce qui indique une teneur

TABLEAU I.

## Calluneto-Antennarietum pruneto-genistetosum tinctoriae

	N° du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8
	Altitude	160 m.	250 m	250 m	200 m	195 m	160 m	200 m	190 m
	Exposition	N. O.	S	—	S. E.	N. O.	N. O.	N. O.	S. E.
	Pente	10%	10%	—	5%	15%	20%	7%	25%
	Sous-sol (schiste)	Fr 2	Fa 1	Fr 2	Fr 1 m	Fr m 1	Fr 2	Fa 1 a	Fr 1 m
	pH du sol	5,5			5,8	5,7	6,5	6,5	
	Hauteur de la bruyère	35 cm	30 cm	30 cm	70 cm	90 cm	50 cm	60 cm	50 cm
	ORDRE								
Car.	Sieglungia decumbens .....	2.2	1.2	1.2	1.2	+.1	+.2	1.1	+.2
»	Sarothamnus scoparius .....	1.2	1.2	1.2	—	1.1	1.1	2.2	1.1
»	Carex pilulifera .....	—	+	+	—	—	+	2.2	—
	ALLIANCE								
Car.	Genista pilosa .....	3.3	—	—	3.3	2.2	3.3	—	1.2
»	Scorzonera humilis .....	—	1.1	—	—	—	—	—	—
	ASSOCIATION								
Car.	Calluna vulgaris .....	4.3	5.5	4.5	4.4	5.4	4.4	5.4	5.5
»	Antennaria dioica .....	(+.2)	—	+.3	—	—	—	—	—
(QB) Δ	Hypericum pulchrum .....	—	—	2.1	+.2	1.2	1.2	1.2	1.1
Δm	Lathyrus montanus .....	—	—	—	+.2	—	—	1.1	+.2
»	Platanthera bifolia .....	—	1.1	1.1	—	+.1	—	+.1	—
	VARIANTE MÉSOTROPHIE.								
	1. Espèces du Bromion erecti.								
Δm dm	Carlina vulgaris .....	+	—	—	+	+	1.1	+	—
»	Cirsium acaule .....	—	—	+.2	—	+.1	+.1	—	—
»	Sanguisorba minor .....	1.1	—	—	+	—	+	—	—
»	Pimpinella saxifraga .....	—	—	—	+	—	1.1	1.2	—
»	Agrimonia Eupatorium .....	—	—	—	—	—	—	+	—
»	Centaurea scabiosa .....	1.2	—	—	—	—	—	—	—
»	Origanum vulgare .....	—	—	—	—	—	+.2	+.1	—
»	Anthyllis vulneraria .....	—	—	+	—	—	—	—	—
»	Cladonia convoluta .....	1.2	—	—	—	—	—	—	—
»	Scabiosa columbaria .....	+	—	—	—	—	+	—	—
Δm	Aquilegia vulgaris .....	—	—	—	—	—	—	+	—
	2. Espèces du Frazino-Carpinion.								
Dt dm	Prunus spinosa .....	1.2	2.2	—	2.2	2.2	2.2	2.2	3.2
»	Fragaria vesca .....	1.2	—	+.3	—	+.2	1.1	+.2	+.2
»	Orchis mascula .....	1.2	—	—	—	+	1.2	+	(+)
»	Acer pseudoplatanus Pl. ....	—	—	—	+.1	+.2	—	—	+.1
Dt	Carpinus Betulus A. ....	—	—	—	—	+	—	—	—
»	Carpinus Betulus Pl. ....	—	—	—	+	—	—	—	—
Dt	Rosa arvensis .....	—	—	—	—	+	—	—	—
»	Potentilla sterilis .....	—	—	—	—	—	+	—	—
»	Primula veris .....	+.2	—	—	—	—	+.2	(+)	—
»	Brachypodium sylvaticum .....	—	—	—	—	—	+	—	—

	N° du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8
	Altitude	160 m.	250 m.	250 m.	200 m.	195 m.	160 m.	200 m.	190 m.
	Exposition	N. O.	S.	—	S. E.	N. O.	N. O.	N. O.	S. E.
	Pente	10%	10%	—	5%	15%	20%	7%	25%
	Sous-sol (schiste)	Fr 2	Fa 1	Fr 2	Fr 1 m	Fr m 1	Fr 2	Fa ra	Fr 1 m
	pH du sol	5,5			5,8	5,7	6,5	6,5	
	Hauteur de la bruyère	35 cm	30 cm	30 cm	70 cm	90 cm	60 cm	60 cm	50 cm
Dt	3. Espèces mésotrophes.								
dm	Rosa canina .....	+ .2	—	+ .1	1.2	+ .2	1.2	+ .1	1.2
»	Carex glauca .....	1.2	1.1	—	1.2	—	2.2	+ .2	—
Δm	Genista tinctoria .....	2.2	1.2	1.3	—	—	2.2	—	—
Dt	Crataegus monogyna .....	—	—	—	1.2	—	1.2	+	+
Δm	Genistella sagittalis .....	2.2	2.2	—	—	—	—	—	—
»	Stachys officinalis .....	—	—	—	+ .2	—	1.2	—	—
Δm	Avena pubescens .....	1.2	—	—	—	—	2.2	—	—
»	Calamagrostis epigeios .....	—	—	—	1.3	(3.2)	—	—	—
»	Galium verum .....	—	—	—	+	—	—	+ .2	—
»	Galium mollugo .....	—	—	—	—	—	—	+	—
»	Trifolium medium .....	—	—	1.1	—	—	—	—	—
»	Lotus corniculatus .....	2.2	—	—	—	—	—	—	—
»	Poa pratensis .....	1.2	—	—	—	—	—	—	—
»	Galium asperulum .....	+	—	—	—	—	—	—	—
»	Weisia tortilis .....	1.2	—	—	—	—	—	—	—
»	Ditrichum flexicaule .....	+ .2	—	—	—	—	—	—	—
»	Hypnum cupressiforme var. ....	2.2	3.3	2.3	—	—	—	—	—
»	Echium vulgare .....	—	—	—	—	—	—	+	—
»	Carex caryophyllea .....	1.3	—	—	—	—	—	—	—
Dt	COMPAGNES								
dm	Quercus Robur Pl .....	+	+	—	+	1.2	+	1.1	1.1
»	Quercus Robur A .....	—	—	—	1.1	—	—	—	—
(QB)	Betula verrucosa Pl .....	—	—	—	1.2	1.2	—	+	1.2
»	Betula verrucosa A .....	—	—	—	2.2	—	—	—	1.2
»	Hieracium umbellatum .....	—	1.1	+	—	1.2	—	2.2	—
»	Solidago virga aurea .....	—	1.1	—	—	+	1.1	1.1	+
»	Hieracium laevigatum .....	—	—	—	—	—	—	1.1	+
»	Holcus mollis .....	—	—	—	—	—	—	1.3	—
»	Teucrium scorodonia .....	—	—	—	—	—	—	1.2	+ .2
Entodon Schreberi .....	2.3	4.4	—	4.4	3.3	3.3	4.4	4.4	3.4
Dicranum scoparium .....	+ .2	2.3	1.2	1.3	—	—	1.2	2.4	—
Hylocomium proliferum .....	2.3	1.2	—	3.3	2.3	4.5	1.2	—	—
Hieracium pilosella .....	2.2	+ .2	1.3	—	—	+ .2	1.2	—	—
Campanula rotundifolia .....	+ .2	—	—	1.1	+	+	1.2	—	—
Deschampsia flexuosa .....	—	—	+ .2	1.2	1.2	—	2.2	—	1.2
Hypnum cupressiforme .....	—	—	—	—	—	(2.4)	1.2	—	2.2
Cladonia implexa .....	3.4	1.2	—	3.3	2.4	—	—	—	+ .2
Cladonia tenuis .....	1.3	3.3	—	1.3	1.4	—	1.2	—	—
Centaurea jacea .....	1.2	1.1	+	—	—	+ .1	—	—	—
Festuca duriuscula .....	2.3	—	—	2.2	2.2	1.2	—	—	—

	N° du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8
	Altitude	160 m.	250 m	250 m	200 m	195 m	160 m	200 m	190 m
	Exposition	N. O.	S	—	S. E.	N. O.	N. O.	N. O.	S. E.
	Pente	10%	10%	—	5%	15%	20%	7%	25%
	Sous-sol (schiste)	Fr 2	Fa 1	Fr 2	Fr 1 m	Fr 1 m	Fr 2	Fa 1 a	Fr 1 m
	pH du sol	5,5			5,8	5,7	6,5	6,5	
	Hauteur de la bruyère	35 cm	30 cm	30 cm	70 cm	90 cm	50 cm	60 cm	50 cm
Di	Rhacomitrium canescens	2.3	—	—	2.4	2.4	—	—	2.4
	Cladonia furcata	2.2	—	—	1.2	2.2	—	2.2	—
	Dicranum undulatum	—	—	—	2.3	1.3	—	3.3	1.3
	Viola canina	—	—	+	—	—	+	+	+2
	Veronica officinalis	—	1.2	2.2	—	—	—	+1	—
	Cladonia leucophaea	—	—	—	1.3	2.4	—	+2	—
	Cladonia rangiformis	2.2	—	—	1.2	—	+2	—	—
	Cladonia Floerkeana	1.2	—	—	+	+2	—	—	—
	Succisa pratensis	1.2	1.1	—	—	—	—	1.2	—
	Baeomyces roseus	1.4	—	—	—	2.4	—	+4	—
	Chrysanthemum leucanthemum	—	—	—	1.2	—	+1	+1	—
	Achillea millefolium	—	—	1.1	—	—	—	—	—
	Festuca ovina	—	—	—	—	—	+	+	—
	Polygala vulgaris	—	—	—	+	—	—	+	—
	Agrostis vulgaris	2.2	—	—	+2	—	—	—	—
	Cladonia glauca	1.2	—	—	—	+2	—	—	—
	Cladonia chlorophaea	—	+2	—	—	—	—	2.2	—
Dt	Rhytidadelphus triquetrus	—	—	—	—	—	2.3	—	—
	Sorbus aucuparia Pl	—	—	—	—	—	—	—	—
	Rhamnus Frangula	—	1.1	—	—	—	—	+	+
	Deschampsia caespitosa	—	—	—	—	—	—	1.3	—
	Hypericum perforatum	—	—	—	—	—	—	1.2	—
	Rubus sp.	—	—	—	—	—	—	—	1.2
	Cladonia pleurota	—	—	—	—	—	1.2	—	—
	Cladonia pityrea	—	—	—	—	—	+2	—	—
	Scapania nemorosa	—	—	—	—	—	1.3	—	—
	Lophocoleabi dentata	—	—	—	—	—	1.3	—	—
	Lophozia ventricosa	—	—	—	—	—	1.2	—	—
	Cephaloziella Hampeana	—	—	—	—	—	1.4	—	—
	Anthoxanthum odoratum	—	+	1.1	—	—	—	—	—
	Juniperus communis	—	1.1	—	—	—	—	—	—
	Polygala serpyllifolia	—	—	2.1	—	—	—	—	—
	Cladonia cervicornis	—	+2	—	—	—	—	—	—
	Cornicularia aculeata	—	1.3	—	—	—	—	—	—
	Cladonia cornutoradiata	—	1.2	—	—	—	—	—	—
	Scleropodium purum	—	1.2	—	—	—	—	—	—
	Briza media	—	—	1.1	—	—	—	—	—

TABLEAU I. RELEVÉS.

1. Barvaux, à gauche de la route vers Melreux; bruyère lâche, succédant à des stades initiaux riches en Lichens; surface : 25 m<sup>2</sup>, 20 avril 1944.

2. Sart en Fagne, 22 juin 1943 (relevé 1435 du Centre Écologique de Gembloux).

en  $\text{CaCO}_3$  de l'ordre de 1%. La terre du relevé 5 contient 1,5% de substances solubles dans HCl à 0,5%.

Sol et sous-sol sont peu perméables, ce qui les rend très humides pendant les périodes de précipitations abondantes.

3. Le recouvrement de *Calluna vulgaris* et la taille de cette espèce sont variables d'un individu d'association à l'autre.

Dans les conditions optimales (relevé 5), *Calluna* pousse en formation serrée, formant une lande drue de 50 à 90 cm. de hauteur, qu'envalissent les broussailles des prunelliers et des églantiers, avec ça et là un jeune chêne ; la strate herbacée reçoit peu de lumière, et est de ce fait très réduite ; les quelques graminées qui en font partie (notamment *Sieglingia*) étirent verticalement leurs feuilles en maigres plumeaux très dispersés ; la plupart des espèces prennent une forme étiolée ; au niveau du sol, dans une atmosphère sombre et humide, se développe une strate muscinale composée presque exclusivement de Mousses et d'Hépatiques.

En général, les conditions optimales de croissance de *Calluna* ne sont pas atteintes, et souvent l'indice de sociabilité de cette espèce ne dépasse pas 3, la hauteur étant de 30 à 40 cm. Ceci a lieu principalement sur des sols très érodés\*, ou très peu profonds, et peut aussi s'observer dans les stades non encore stabilisés de dégradation de la pelouse à *Festuca* en *Callunetum*. Le groupement présente alors une très grande richesse en espèces de tous genres ; les graminées forment des touffes, voire même, quand les « vides » entre les callunes sont suffisamment larges, des gazonnements drus qui sont des pelouses à *Festuca* en miniature ; les nano-phanérophytes et chamaephytes subligneuses (*Sarothamnus*, *Genista tinctoria*, *G. pilosa*, *Genistella sagittalis*, *Thymus*, *Helianthemum*, ...) sont abondantes ; la strate muscinale est riche en Mousses héliophiles et en Lichens fruticuleux.

4. *Genista pilosa*, caractéristique locale de l'Alliance et de l'Association, est très bien développé, et affiche une vitalité parfaite dans les bruyères de Barvaux-Biron. Il ne pourrait guère en être autrement, vu que *Genista pilosa* est une espèce de large amplitude écologique vis-à-vis du pH, et qu'on rencontre souvent sur les terrains calcaires \*\*.

3. Gimnée, 22 juin 1943 (relevé 1441 du Centre Écologique de Gembloux). *Cladonia* sp. 1.2, Musci 3.4.

4. Biron, près du pont sur le chemin de fer ; bruyère de sommet sur butte schisteuse ; surface 400 m<sup>2</sup> ; 29 avril 1944.

5. Biron, id. ; bruyère de pente ; surface 200 m<sup>2</sup> ; 29 avril 1944.

6. Barvaux, à gauche de la route vers Melreux ; bruyère dense ; 28 avril 1944.

7. Marche en Famenne, à gauche de la route vers Waillet ; plage de bruyère dans une pelouse broussailleuse ; surface 25 m<sup>2</sup> ; 12 septembre 1943.

8. Biron, à droite de la route vers Melreux ; bruyère envahie par broussailles de *Prunus spinosa* et par *Querceto-Betuletum* ; surface 100 m<sup>2</sup> ; 29 avril 1944.

(\*) La bruyère peut constituer un des premiers stades de recolonisation (voir plus loin).

(\*\*) *Genista pilosa* est souvent signalé dans le *Brometum* ; voir par exemple SCHWICKERATH, 1933, p. 86 et 1939, p. 60 et 106 ; voir aussi KLIKA, 1937.

*Antennaria dioica*, autre caractéristique locale, et espèce boreo-montagarde est rare; ce n'est pas la richesse relative du sol qui la fait fuir, car elle s'accommode bien de conditions méso- ou eutrophes; il y a par exemple près de Tellin des pelouses sur calcaire, *Brometum* typique à Orchidées, qui sont toutes émaillées d'*Antennaria*.

Je n'ai pas rencontré *Lycopodium clavatum*, mais le fait que cette espèce a parfois été trouvée dans les régions schisteuses du district calcaire (sans spécification de station), plaide en faveur de la présence de cette caractéristique du Calluneto-Antennarietum dans la variante mésotrophe.

L'association est encore caractérisée par quelques différentielles, qui en général indiquent son type montagard ou subcontinentale ( $\Delta m$ ): *Lathyrus montanus*, *Platanthera bifolia*, *Genista tinctoria*, *Genistella sagittalis*, etc...; *Hypericum pulchrum*, qui diffère nettement chez nous les bruyères montagardes subatlantiques de la bruyère euatlantique *Calluneto-Genistetum anglicae*, sans être une différentielle géographique vraie, se retrouve dans presque tous les relevés du tableau I.

5. Les différentielles de la variante mésotrophe (dm) sont nombreuses, quoique clairsemées. Elles appartiennent à trois groupes distincts:

a. espèces du *Bromion erecti*: *Carlina vulgaris*, *Cirsium acaule*, *Sanguisorba minor*, *Pimpinella saxifraga*, *Agrimonie eupatorium*, *Origanum vulgare*, *Helianthemum nummularium*\*, etc..., qui indiquent une certaine tendance calcaire, et qui sont des relicttes ou des pionnières de la pelouse à *Festuca*.

b. espèces du *Fraxino-Carpinion*, relicttes ou pionnières du *Querceto-Carpinetum*: *Prunus spinosa*, *Orchis mascula*, *Carpinus betulus*, *Fragaria vesca*, *Potentilla sterilis*, etc... Quand ces espèces sont des pionnières de la reconstitution de la forêt, elles sont à considérer comme des différentielles syngénétiques des stades terminaux (Dt); il en est ainsi des Charmes, Chênes, Bouleaux, et surtout de *Prunus spinosa* qui peut envahir complètement la bruyère de broussailles denses, si bien qu'on peut observer des individus d'association du type suivant, à composition floristique simplifiée.

<i>Prunus spinosa</i>	5-5	<i>Fragaria vesca</i>	2.2
<i>Parmelia physodes</i>	4-3	<i>Entodon Schreberi</i>	3-3
<i>Calluna vulgaris</i>	2-2°	<i>Hypnum cupressiforme</i>	2-3
<i>Genista pilosa</i>	1-2	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	4-3

Biron, 28-4-1944; 25 m.; exp. N; pente 15%.

c. mésotrophes ubiquistes, n'appartenant pas à une unité phytosociologique déterminée: *Genista tinctoria*, *Weisia tortilis*, *Rosa canina*, *Stachys officinalis*, *Carex caryophyllea*, *C. glauca* etc... Il faut remarquer que ces deux *Carex* sont des constituants essentiels de la pelouse à *Festuca*.

6. A noter l'absence totale de *Nardus stricta*.

(\*) A Marenne et à Cerfontaine.

### 3. Rapports avec les groupements voisins. Succession.

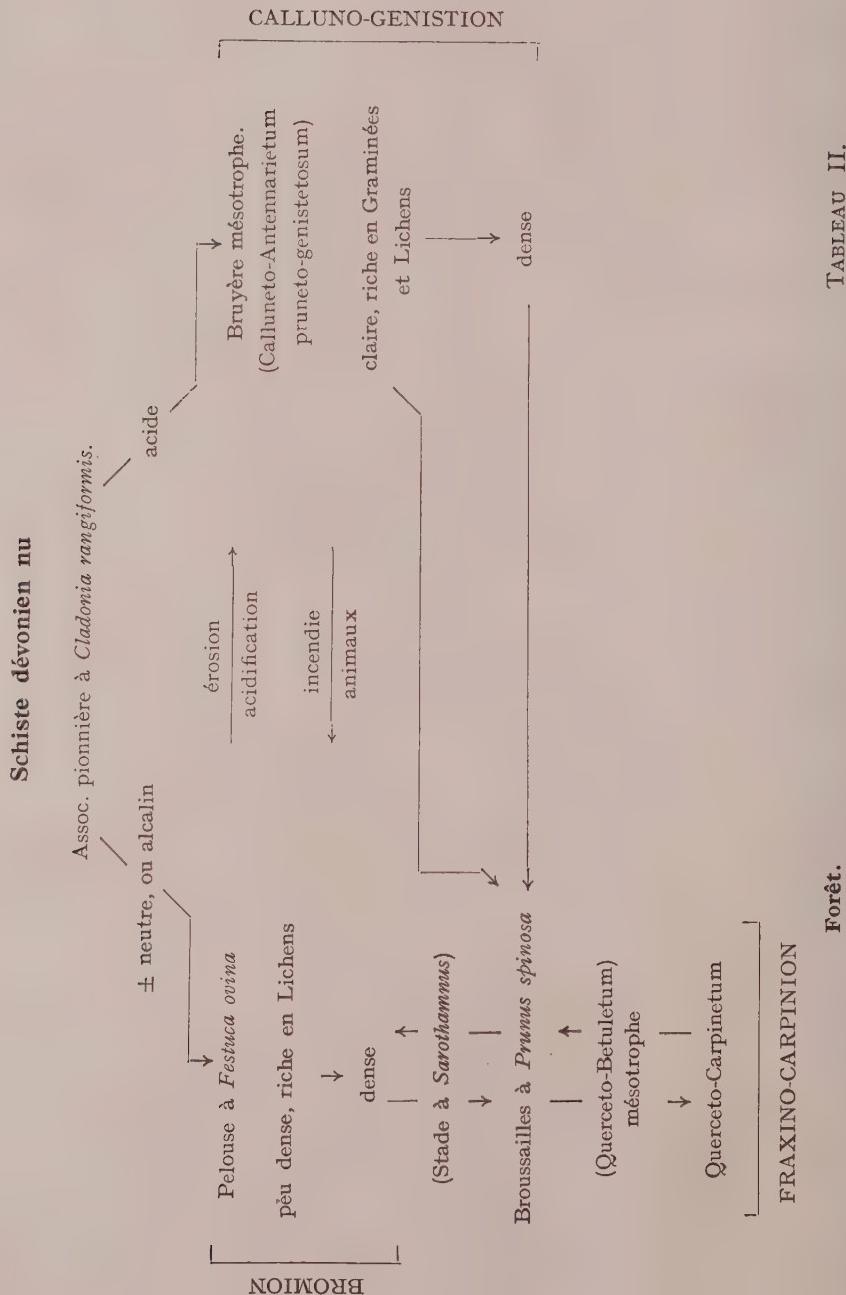
1. La parenté étroite avec les associations à caractère plus ou moins steppique du *Bromion erecti* est évidente (cf. GAMS 1927), spécialement avec certaines pelouses à *Festuca ovina*, qui n'ont jamais été décrites, bien que fréquentes sur les schistes dévoniens. Ces pelouses à *Festuca* ne contiennent qu'exceptionnellement, et toujours en faible quantité, les graminées sociales du *Brometum erecti*: *Bromus erectus* et *Brachypodium pinnatum*; les Orchidées si typiques du *Brometum* y font également défaut; les espèces les plus constantes y sont: *Festuca ovina* et sa sous-espèce *F. duriuscula*, *Carex caryophyllea*, *C. glauca*, *Sieglungia decumbens*, *Potentilla verna*, *Thymus serpyllum*; *Genista tinctoria* et *Genistella sagittalis* peuvent localement y prendre un développement considérable et présenter un indice de sociabilité 4; la strate musciale est riche et variée; les *Cladonia* fruticuleux abondent; les Therophytes sont fréquentes.

Pelouse à *Festuca* et bruyère mésotrophe sont en général juxtaposées ou mélangées dans la nature, et l'on passe facilement de l'une à l'autre (voir plus haut); en général, on passe de la pelouse à la bruyère par acidification ou érosion, de la bruyère à la pelouse par tassement du sol (piétinement) et destruction de *Calluna* par le feu et la dent des animaux. C'est pourquoi les plages de *Calluna* sont fréquentes dans la pelouse à *Festuca*, comme le sont les plages à Graminées dans la bruyère.

La bruyère mésotrophe montre donc bien que les formations bruyère et pelouse sèche à caractère steppique sont bien proches l'une de l'autre malgré la grande différence de physionomie; elle constitue une transition entre la bruyère typique oligotrophe et la pelouse eutrophe à *Brachypodium* et *Bromus erectus*, et est le meilleur indice affirmant la parenté entre ces deux groupements, parenté déjà affirmée par la fréquence d'espèces du *Callunetum* dans les pelouses du *Brometum erecti*\* et par l'existence d'espèces particulières qui leur sont communes, tel par exemple *Juniperus communis*.

2. J'ai considéré la bruyère mésotrophe et la pelouse à *Festuca* comme des stades de dégradation d'une association forestière. Il est évident que si l'on part de la roche nue, les groupements en question constituent des stades pionniers, précédant l'établissement de la forêt. Le phénomène peut s'observer à certains endroits, où le schiste a été récemment mis à nu (exploitation de schiste abandonnée, pente érodée d'une colline). Le point de départ est une association très riche en Lichens (spécialement *Cladonia rangiformis* et *Cl. furcata*), se développant sur de la grenaillle schisteuse à réaction souvent alcaline (voir DUVIGNEAUD 1944, relevé 3 du tableau II); dans cette association, on peut trouver *Sieglungia*, et même *Genista*

(\*) Par exemple, la station classique à Gentianes (*Gentiana ciliata*, *G. germanica*) de la gare de Marenne (coteau calcaire exposé N) est un *Brometum erecti*; mais une des graminées les plus sociales de cette pelouse est *Sieglungia decumbens*; d'autre part, la pelouse est semée de touffes de *Calluna* et de buissons de *Juniperus*. Autre exemple, déjà cité plus haut : *Antennaria* dans le *Brometum* à Tellin.



*pilosa*, qui y existe sous une forme écologique spéciale, rampante et formant de larges rosettes appliquées contre le sol.

Le tableau II donne un aperçu des phénomènes de succession, tels que j'ai pu les observer dans les régions Marche-Waillet et Barvaux-Biron. On voit que l'aspect de la végétation peut être très variable ; il peut notamment se former de petites landes à *Sarothamnus*. Le climax est une forêt de Chênes-Charmes non encore décrite, avec sous-bois dense de *Prunus spinosa*, et riche en éléments du Querceto-Betuletum (QB). On passe d'ailleurs parfois par un Querceto-Betuletum de transition (relevés 4 et 8).

Voici, pour conclure, la liste des associations et sous-associations de bruyères en Belgique, avec les types de forêts qui leur correspondent :

Calluneto-Genistetum anglicae	←	Querceto-Betuletum (atl.)
Calluneto-Antennarietum		
arenicolum	←	Querceto-Betuletum (subatl.)
subcalcarosum	←	Querceto-Carpinetum
typicum	{	{ Querceto-Ilicetum
		{ Fagetum (acide, montagn.)
Calluneto-Vaccinietum	{	{ Betuletum pubescens

#### 4. Position phytogéographique.

Le groupement a un caractère subocéanique montagnard (subcontinental) assez tranché, et n'est pas sans parenté avec la bruyère de montagne à *Genistella sagittalis*, riche en graminées (*Festuceto-Genistelletum* ISSLER 1926 et 1929) et en espèces du Bromion, de la Forêt Noire et des Vosges (2, 7, 13).

Au point de vue phytogéographique, BÖCHER (3) divise les bruyères de nos régions de la façon suivante :

- Genistion (série des bruyères hollando-allemandes)
- Type océanique à *Genista anglica*.
- Type subocéanique à *Genista pilosa* — *Sarothamnus*.
- Type subcontinental à *Genista germanica*-*G. tinctoria*.
- Type subocéanique montagnard à *Genistella sagittalis*.

La position phytogéographique intermédiaire subcontinentale du Calluneto-Antennarietum pruneto-genistetosum tinctoriae apparaît nettement.

Université de Bruxelles.  
Institut Botanique Leo Errera.

### LITTÉRATURE.

---

1. ALLORGE (P.) — *Bull. Soc. Bot. France* 88, 1941, pp. 293-356.
  2. BARTSCH (J.) et (M.) — Vegetationskunde der Schwarzwaldes, *Pflanzensoziologie*, Jena 4, 1940.
  3. BÖCHER (T.) — *Det. Kongl. Dansk. vidensk. selsk. Biolog. Skr.* II, n° 7, 1943.
  4. BÜKER (R.) — *B. B. C.* 61, Abt. B, 1942, pp. 452-558.
  5. DUVIGNEAUD (P.) — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 76, 1944, pp. 68-73.
  6. GAMS (H.) — *Fedde Rep. Beih.* 46, 1927.
  7. ISSLER (E.) — *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 21, 1929, p. 47.
  8. KLIKA (J.) — *B. B. C.* 57, Abt. B, 1937, pp. 295-342.
  9. LIBBERT (W.) — *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb.* 78, 1938.
  10. MEUSEL (H.) — *Hercynia* 2, H. 4, 1939, pp. 1-372.
  11. MEUSEL (H.) — *Bot. Arch.* 41, 1940, pp. 357-519.
  12. OBERDORFER (E.) — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 55, 1937, pp. (187)-(194).
  13. PFALZGRAF (H.) — *Fedde Rep. Beih.* 75, 1934.
  14. QUANTIN (A.) — *S. I. G. M. A.* 37, 1935.
  15. SCHWICKERATH (M.) — Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördl. Westdeutschland, Aachen 1933.
  16. SCHWICKERATH (M.) — *B. B. C.* 60, 1939, p. 52.
  17. TANSLEY (A. G.) — Types of british vegetation. Cambridge 1911.
  18. TANSLEY (A. G.) — The british Islands and their vegetation. Cambridge 1939.
  19. TÜXEN (R.) — Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Hannover 1937.
-

**TABLE DES MATIÈRES**  
**du tome LXXVII**

---

Assemblée générale du 7 février 1944 .....	5
M. F. DARIMONT. — Un site biologique à protéger : La « Heid des Gattes », près d'Aywaille .....	7
M. W. ROBYNS. — Sur une corrélation florale de la vraie sympétalie et son importance systématique .....	14
Séance du 7 mai 1944 .....	25
M. A. LAWALRÉE. — La position systématique des Lemnaceae et leur classification .....	27
Séance du 29 octobre 1944 .....	39
MM. M. HOMÈS et J. ANSIAUX. — Hydratation et déficit d'eau dans les tissus végétaux .....	41
Séance du 17 décembre 1944 .....	58
M <sup>me</sup> A. LEJOUR. — Croissance de <i>Pisum sativum</i> en milieu colchinisé .....	59
M. P. DUVIGNEAUD. — Notes de microchimie lichénique, III, Identité de l'acide usnarique et de l'acide salazénique .....	68
M. P. DUVIGNEAUD. — Note phytosociologique. <i>Cuscuta epithymum</i> (L.) Mur. et les bruyères de Belgique .....	70
M. P. DUVIGNEAUD. — Note phytosociologique. Sur les bruyères mésotrophes des schistes calcarifères dévoniens .....	73





